

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE NANTES

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Claude COQUEN

Morphoses obtenues sous l'influence de différents facteurs chez trois espèces
du genre *EUPHORBIA*. Contribution à l'interprétation du cyathium.

Soutenue le 22 Juin 1971 devant la Commission d'examen.

Monsieur E. BOUREAU.....	<i>Président d'Honneur</i>
Mademoiselle G. DEBRAUX.....	<i>Présidente</i>
Mademoiselle M. ASTIE.....	} <i>Examineurs</i>
Monsieur B. DURAND.....	

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE NANTES

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Claude COQUEN

Morphoses obtenues sous l'influence de différents facteurs chez trois espèces
du genre *EUPHORBIA*. Contribution à l'interprétation du cyathium.

Soutenue le 22 Juin 1971 devant la Commission d'examen.

Monsieur E. BOUREAU.....	Président d'Honneur
Mademoiselle G. DEBRAUX....	Présidente
Mademoiselle M. ASTIÉ.....	} Examinateurs
Monsieur B. DURAND.....	

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE NANTES

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES

PAR

CLAUDE COQUEL



Imprimée d'après les épreuves de l'auteur par la Commission d'Examen
du genre SCIENTIFIQUE, Commission d'Examen du Département.

Examinée le 21 Juin 1937 devant la Commission d'examen.

Monsieur E. BOURGEOIS
Monsieur G. DEBRAUX
Mademoiselle M. AZÉ
Monsieur E. GRAND
Monsieur J. ROBERT
Monsieur J. ROBERT

UNIVERSITE DE NANTES

FACULTE DES SCIENCES DE NANTES

PROFESSEURS TITULAIRES

Sciences mathématiques

MM. G. BRILLOUET
I. MOLINARO
C. PAUC

MM. J. PETRESCO
R. RAFFIN

Sciences physiques

MM. P. AVIGNON
A. BOULLOUD
L. COLLET

MM. H. MOUTON
S. MINN

Sciences chimiques

MM. J-M. DUNOYER
Y. GRAFF
J. PIERI

MM. H. QUINIOU
B. WOJTKOWIAK

Sciences biologiques

Mlle G. DEBRAUX
M. R. GARRIGUES
Mme N. LE DOUARIN

MM. G. LE DOUARIN
R. SELLIER

Sciences de la terre

M. P. CAVET

PROFESSEURS ET MAITRES DE CONFERENCES

Sciences mathématiques

MM. A.FOUQUES

H.IBISCH

MM. D.LEBORGNE

Y.MEYER

Sciences physiques

MM. J-P.BARDON

G.GOUREAUX

W.LASKAR

MM. R.LE BIHAN

P.LONCKE

L.ROSIER

Sciences chimiques

M. M.CHABANEL

Mme M.MARTIN

M. G.MARTIN

MM. J.ROUXEL

M.TOURNOUX

Sciences biologiques

MM. L.AMOURIQ

P.DUPONT

D.LEBRUN

Mme D.NICOLAS-PRATT

M. Y.SAUDRAY

Sciences de la terre

MM. F.FORESTIER

A.NICOLAS

M. F.OTTMANN

FACULTE DES SCIENCES D'ANGERS

MAITRES DE CONFERENCES

Sciences physiques

Mlle Y.LEYCURAS

A MON MAITRE

MADemoiselle LE PROFESSEUR M.ASTIE

A MES PARENTS

A LA MEMOIRE DE MON FRERE

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
--------------------	---

PREMIERE PARTIE

HISTORIQUE DE L'INTERPRETATION DU CYATHE	5
MATERIEL ET TECHNIQUES	11
CLASSIFICATION - IDENTIFICATION	15

DEUXIEME PARTIE

CHAPITRE PREMIER .-MORPHOLOGIE DES PLANTES NORMALES	19
EUPHORBIA MARGINATA PURSH	19
I.- <u>APPAREIL VEGETATIF</u>	19
II.- <u>INFLORESCENCE</u> (<u>INFLORESCENCE DE CYATHES</u>)	21
III.- <u>CYATHE</u>	23
IV.- <u>FLEURS</u>	25
A.- <u>Fleurs mâles</u>	25
B.- <u>Fleur femelle</u>	26
V.- <u>FRUIT - GRAINE</u>	26
EUPHORBIA LATHYRIS L.	26
I.- <u>APPAREIL VEGETATIF</u>	26
II.- <u>INFLORESCENCE</u> (<u>INFLORESCENCE DE CYATHES</u>)	28
III.- <u>CYATHE</u>	28
IV.- <u>FLEURS</u>	28
A.- <u>Fleurs mâles</u>	28
B.- <u>Fleur femelle</u>	28
V.- <u>FRUIT-GRAINE</u>	29
EUPHORBIA ESULA L.	29

I.- <u>APPAREIL VEGETATIF</u>	29
II.- <u>INFLORESCENCE</u> (<u>INFLORESCENCE DE CYATHES</u>).....	29
III.- <u>CYATHE</u>	30
IV.- <u>FLEURS</u>	31
A.- <u>Fleurs mâles</u>	31
B.- <u>Fleur femelle</u>	31
V.- <u>FRUIT-GRAINE</u>	31

<i>CODIAEUM VARIEGATUM</i> L. var. <i>APPENDICULATUM</i> CELAK.	31
--	----

CHAPITRE II .- HISTOLOGIE DES PLANTES NORMALES	32
--	----

I.- <u>TIGE</u>	32
II.- <u>FEUILLE</u>	33
III.- <u>LE CYATHE</u>	34
A.- <u>Ontogenèse du cyathe</u>	34
B.- <u>Involucre</u>	39
C.- <u>Fleurs mâles</u>	41
D.- <u>Fleur femelle</u>	42
IV.- <u>FRUIT</u>	43
V.- <u>GRAINE</u>	43

TROISIEME PARTIE

CHAPITRE PREMIER .-ANOMALIES DE L'APPAREIL VEGETATIF	44
--	----

I.- <u>AXES</u>	44
A.- <u>Modifications de l'élongation</u>	44
1.-INHIBITION DE CROISSANCE	44
2.-EXCITATION DE CROISSANCE	44
B.- <u>Fasciations</u>	44
II.- <u>ORGANES FOLIAIRES</u>	45
A.- <u>Réduction du limbe</u>	45
1.-INHIBITION DE CROISSANCE ASYMETRIQUE	45

<i>EUPHORBIA MARGINATA</i>	45
<i>EUPHORBIA ESULA</i>	45

2.-FORMATION D'UNE FEUILLE "PETIOLEE" CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA..	45
B.- <u>Métamérisation</u>	46
1.-SEGMENTATION TRANSVERSALE	48
A.- <u>SEGMENTATION TRANSVERSALE BIPARTITE</u>	48
a.- <u>Segment apical en position terminale</u>	48
b.- <u>Segment apical en position subterminale abaxiale</u>	49
B.- <u>SEGMENTATION TRANSVERSALE PLURIPARTITE</u>	52
2.-SEGMENTATION LONGITUDINALE CHEZ L'EUPHORBIA LATHYRIS ET L'EUPHORBIA MARGINATA	53
C.- <u>Excroissances</u>	55
1.-EXCROISSANCES ADAXIALES.....	55
A.- <u>EXCROISSANCES LAMINAIRES CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA</u>	55
B.- <u>EXCROISSANCES EN FORME DE CORNET CHEZ L'EUPHORBIA LATHYRIS</u> .	56
2.-EXCROISSANCES ABAXIALES	57
A.- <u>EXCROISSANCES NON VASCULARISEES CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA..</u>	57
B.- <u>EXCROISSANCES VASCULARISEES CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA ET L'EUPHORBIA LATHYRIS</u>	57
D.- <u>Acquisition de caractères involucreux</u>	59
1.-BRACTEES LACINIEES	60
2.-BRACTEES GLANDULARISEES	60
3.-BRACTEES LACINIEES ET GLANDULARISEES CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA	62
E.- <u>Gamophyllomes</u>	62
1.-GAMOPHYLLOMES DIPHYLLES.....	63
2.-GAMOPHYLLOMES TRIPHYLLES.....	64
3.-GAMOPHYLLOMES TETRAPHYLLES.....	64
CHAPITRE II.-ANOMALIES DE L'INFLORESCENCE (INFLORESCENCE DE CYATHES)..	65
I.- <u>INHIBITION DE CROISSANCE</u>	65
A.- <u>Contraction au niveau de l'axe principal chez l'Euphorbia marginata</u>	65
B.- <u>Contraction d'entre-noeuds de même ordre chez l'Euphorbia Lathyrus</u>	66
II.- <u>EXCITATION DE LA CROISSANCE</u>	66
III.- <u>MODIFICATIONS DE LA PHYLLOTAXIE</u>	66
IV.- <u>FASCIATIONS</u>	67
V.- <u>VIRESCENCES</u>	69

CHAPITRE III.- ANOMALIES DU CYATHE	70
I.- <u>ANOMALIES DE L'INVOLUCRE</u>	70
A.- <u>Phénomènes d'hypertrophie</u>	70
B.- <u>Variation du nombre des pièces involucreales</u>	71
1.- <u>MEIOMERIE</u>	71
EUPHORBIA MARGINATA	71
EUPHORBIA LATHYRIS	73
A.- <u>INVOLUCRES GAMOPHYLLES</u>	73
B.- <u>INVOLUCRES DIALYSES</u>	73
a.- <u>Cyathe terminal d'un dichasium</u>	74
b.- <u>Cyathe terminal d'un trichasium</u>	76
c.- <u>Cyathe terminal d'un tétrachasium</u>	76
2.- <u>PLEIOMERIE</u>	76
A.- <u>PLEIOMERIE PAR COALESCENCE DE PLUSIEURS CYATHES</u>	78
a.- <u>Coalescence de 2 cyathes</u>	78
b.- <u>Coalescence de 3 cyathes</u>	78
c.- <u>Coalescence de plus de 3 cyathes</u>	78
B.- <u>PLEIOMERIE PAR MULTIPLICATION DES EBAUCHES</u>	79
C.- <u>Morphoses particulières spécifiques des bractées ou des glandes</u> ..	79
1.- <u>ANOMALIES DES LANGUETTES (EUPHORBIA MARGINATA) ET DES GLAN-</u>	
<u>DES (EUPHORBIA MARGINATA , EUPHORBIA ESULA)</u>	79
A.- <u>REGRESSION DES LANGUETTES CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA</u>	79
B.- <u>REGRESSION DE L'APPENDICE GLANDULAIRE CHEZ L'EUPHORBIA MAR.-</u>	
<u>GINATA</u>	80
C.- <u>DIALYSE DES GLANDES CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA ET L'EUPHOR-</u>	
<u>BIA ESULA</u>	81
D.- <u>REGRESSION DE LA GLANDULARISATION CHEZ L'EUPHORBIA MARGI-</u>	
<u>NATA</u>	81
E.- <u>GLANDULARISATION DES LANGUETTES CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA.</u>	82
F.- <u>"HYPERGLANDULARISATION" DES GLANDES CHEZ L'EUPHORBIA MAR-</u>	
<u>GINATA</u>	82
G.- <u>GLANDULARISATION TOTALE DE L'APEX BRACTEAL CHEZ L'EUPHOR-</u>	
<u>BIA MARGINATA</u>	83

2.-SEXUALISATION MALE CHEZ L' <i>EUPHORBIA MARGINATA</i>	84
3.-SEXUALISATION FEMELLE CHEZ L' <i>EUPHORBIA MARGINATA</i>	85
4.-BRACTEES INVOLUCRALES HERMAPHRODITES CHEZ L' <i>EUPHORBIA MARGINATA</i>	86
5.-VIRESCENCE DES BRACTEES INVOLUCRALES CHEZ L' <i>EUPHORBIA ESULA</i>	86
6.-BRACTEES INVOLUCRALES SURNUMERAIRES INSEREES SUR DES PEDONCULES DE CYATHES CHEZ L' <i>EUPHORBIA MARGINATA</i>	87
II.- <u>ANOMALIES DES FLEURS MALES</u>	89
A.- <u>Fasciations chez l'<i>Euphorbia marginata</i></u>	89
B.- <u>Bourgeons développés sur le pédoncule floral mâle chez l'<i>Euphorbia marginata</i></u>	90
C.- <u>Staminodes chez l'<i>Euphorbia marginata</i> et l'<i>Euphorbia Lathyris</i></u>	90
III.- <u>ANOMALIES DES FLEURS FEMELLES</u>	92
A.- <u>Différenciation de pièces surnuméraires sur le pédoncule floral .. femelle</u>	92
1.-INSERTION DE PIECES A CARACTERES INVOLUCRAUX CHEZ L' <i>EUPHORBIA MARGINATA</i>	94
2.-INSERTION DE PIECES A CARACTERES SEXUELS FEMELLES DOMINANTS CHEZ L' <i>EUPHORBIA MARGINATA</i> ET L' <i>EUPHORBIA ESULA</i>	94
B.- <u>Fasciations</u>	98
C.- <u>Méiomérie chez l'<i>Euphorbia marginata</i> et l'<i>Euphorbia Lathyris</i></u>	99
D.- <u>Pléiocarpie</u>	99
1.-PLEIOCARPIE COMPLEMENTAIRE CHEZ L' <i>EUPHORBIA MARGINATA</i> ET L' <i>EUPHORBIA ESULA</i>	102
2.-PLEIOCARPIE SUPPLEMENTAIRE CHEZ L' <i>EUPHORBIA MARGINATA</i>	102
3.-PLEIOCARPIE PAR PROLIFIGATION DE CARPELLES CHEZ L' <i>EUPHORBIA MARGINATA</i> ET L' <i>EUPHORBIA ESULA</i>	102
A.- <u>GYNECEE PROLIFERE NORMALEMENT SYNCARPE CHEZ L'<i>EUPHORBIA MARGINATA</i></u>	102
B.- <u>GYNECEE PROLIFERE VIRESCENT CHEZ L'<i>EUPHORBIA ESULA</i></u>	105
E.- <u>Virescences</u>	106
F.- <u>Gymnospermie chez l'<i>Euphorbia marginata</i></u>	106
G.- <u>Stérilisation</u>	107
H.- <u>Avortement</u>	107

IV.- <u>"FLEURS HERMAPHRODITES"</u>	107
A.- <u>Etamines à caractères femelles</u>	107
B.- <u>Carpelles à caractères staminaux</u>	112
V.- <u>PROLIFICATIONS</u>	113
A.- <u>Prolifications médianes</u>	113
B.- <u>Prolifications latérales</u>	113
<i>EUPHORBIA MARGINATA</i>	113
<i>EUPHORBIA ESULA</i>	116
VI.- <u>VIRESCENCES</u>	118
A.- <u>Régression des glandes sans dialyse de l'involucre</u>	118
B.- <u>Dialyse de l'involucre</u>	118
C.- <u>Virescence complète du cyathe</u>	121

QUATRIEME PARTIE

ANALYSE DES RESULTATS

I.- <u>ANOMALIES INTERESSANT L'APPAREIL VEGETATIF</u>	130
A.- <u>Modifications intéressant les axes</u>	130
B.- <u>Modifications intéressant les organes foliaires</u>	131
II.- <u>ANOMALIES INTERESSANT L'INFLORESCENCE</u>	137
A.- <u>Variations du nombre des rayons du pléiochasium</u>	137
B.- <u>Fasciations</u>	138
C.- <u>Virescences</u>	138
III.- <u>VARIATIONS DU NOMBRE DES PIECES CONSTITUANT LE CYATHE</u>	138
A.- <u>Méiomérie</u>	139
B.- <u>Pléiomérie</u>	140
IV.- <u>REVERSION VEGETATIVE ET SEXUALISATION</u>	145
A.- <u>Reversion végétative</u>	146
B.- <u>Sexualisation</u>	150
V.- <u>PHENOMENES D'INTERSEXUALITE</u>	151
VI.- <u>PHENOMENES DE PROLIFICATION</u>	154
INTERPRETATION GENERALE DU CYATHE	155
I.- <u>INVOLUCRE</u>	155

A.- <u>Nature foliaire des "pièces" involucales</u>	156
B.- <u>Les glandes involucales</u>	157
II.- <u>FLEURS MALES</u>	159
III.- <u>FLEUR FEMELLE</u>	161
IV.- <u>ENSEMBLE DU CYATHE</u>	161

CINQUIEME PARTIE

CONCLUSIONS GENERALES

RESULTATS OBTENUS.....	164
INDEX ALPHABETIQUE DES NOMS BOTANQUES	167
BIBLIOGRAPHIE	171

-:-:-:-:-

" Si la tératologie est une sorte d'expérimentation de la nature , dont le déterminisme nous échappe le plus souvent , l'expérimentation proprement dite doit ici même jouer un rôle .Et d'abord , elle seule peut apporter des preuves cruciales."

PLANTEFOL: *La théorie des hélices foliaires multiples*.
Paris, Masson et Cie édit., 1948, p.139.

I N T R O D U C T I O N

La morphologie très particulière du cyathium du genre *Euphorbia* et son interprétation ont suscité de nombreuses controverses parmi les Botanistes ; mais ce n'est que très rarement que le problème a été abordé à partir de cas tératologiques et, cependant, " La Tératologie offre un vaste champ de recherches dans le domaine de la Morphologie comparée en fournissant un moyen d'analyse des facteurs de la morphogenèse " (M.ASTIÉ', 2). En effet, l'étude des nombreuses morphoses obtenues chez l'*Euphorbia marginata* Pursh , l'*Euphorbia Lathyris* L. et l'*Euphorbia Esula* L. , sous l'influence de différents facteurs (substance chimique, perturbations du rythme photopériodique, traumatismes, parasitisme végétal ou animal) nous a fourni des renseignements très significatifs qui nous permettent d'émettre une hypothèse concernant l'interprétation morphologique du cyathium .

Ce travail, commencé en 1962 au Laboratoire de Botanique générale de la Faculté des Sciences de Nantes dirigé par Mademoiselle le Professeur G.DEBRAUX, alors que nous étions Assistante, nous a été suggéré par Mademoiselle M.ASTIÉ', Maître-Assistant dans ce Laboratoire . Les résultats préliminaires obtenus chez l'*Euphorbia marginata* ont fait l'objet de Notes préliminaires (31 , 32) et d'un Diplôme d'Etudes supérieures (33) .

Il nous a été possible de reprendre nos travaux dans le Laboratoire de Mademoiselle M.ASTIÉ', nommée Maître de Conférences au Collège Scientifique Universitaire d'Angers, qui nous a fait l'honneur de nous appeler aux fonctions de Maître-Assistant dans son nouveau service, dès Octobre 1965 , nous permettant ainsi de poursuivre la collaboration commencée .

Notre Mémoire est divisé en cinq parties . La première partie est consacrée

à l'historique de l'interprétation du cyathe puis aux principales techniques utilisées ,enfin à la classification et à l'identification des espèces étudiées.

L'étude morphologique et histologique des plantes normales fait l'objet de la deuxième partie .

Dans la troisième partie , nous étudions les principales morphoses obtenues ou rencontrées chez les trois espèces étudiées .

La quatrième partie est consacrée à l'analyse des résultats .

Dans la cinquième partie , nous rappelons les principales conclusions auxquelles nos recherches ont abouti .

Avant l'exposé de nos résultats , nous tenons à exprimer notre reconnaissance à toutes les personnes qui nous ont aidée dans la réalisation de ce travail .

Nous adressons à Mademoiselle le Professeur G.DEBRAUX , titulaire de la chaire de Botanique générale de la Faculté des Sciences de Nantes , l'expression de notre profonde reconnaissance et de notre respectueuse affection ; après nous avoir accueillie dans son laboratoire , elle nous a toujours conseillée avec une bienveillante sollicitude et nous a fait bénéficier de son immense expérience . Nous sommes donc très heureuse du grand honneur qu'elle nous fait en acceptant de présider notre Jury de Thèse , nous lui exprimons notre gratitude et nos sincères remerciements .

Nous adressons à Mademoiselle M.ASTIÉ , Maître de Conférences au Collège Scientifique Universitaire d'Angers , l'expression de notre plus vive reconnaissance et de notre profonde affection . Par son enthousiasme communicatif , par ses précieux conseils et ses inlassables encouragements , elle n'a cessé, depuis nos débuts dans l'Enseignement supérieur , de nous guider avec la plus profonde sollicitude ; elle nous a initiée à une méthodologie rigoureuse et a été pour nous un critique bienveillant au cours de la rédaction de ce travail. Nous ne saurions oublier tout ce que nous lui devons .

Nous remercions Monsieur le Professeur E.BOUREAU , Directeur du Laboratoire de Paléobotanique de la Faculté des Sciences de Paris , du grand honneur qu'il nous a fait en acceptant la Présidence d'Honneur de notre Jury d'Examen et nous lui adressons l'expression de notre respectueuse reconnaissance . Que Monsieur le Professeur B.DURAND , Directeur du Laboratoire de Botanique à la Faculté des Sciences d'Orléans , qui a accepté de juger notre travail , trouve ici l'expression de notre profonde gratitude .

Nos travaux n'auraient pu être poursuivis à Angers sans l'aimable accueil du Révérend Père G.BEAUCHESNE , Maître de Recherches au Centre National de la Recherche Scientifique , dans le laboratoire duquel nous avons été hébergée pendant quatre années ; nous lui adressons nos sincères et respectueux remerciements .

Notre reconnaissance s'adresse également à Monsieur le Professeur G.DRACH, Directeur du Laboratoire Arago (Banyuls) de la Faculté des Sciences de Paris, et à Monsieur Y.COINEAU , Maître-Assistant , responsable de la station d'Ecologie terrestre du Mas de la Serre à Banyuls ; ils ont mis à notre disposition un laboratoire et un jardin expérimental .

Nous nous faisons un devoir de rappeler ici que notre passion des Sciences naturelles a été entretenue et développée grâce aux enseignements de Madame D. RENAULD , Professeur honoraire du Lycée A.Briand de Nantes et de Madame J. HOLLINGER , Professeur honoraire de l'Ecole Normale d'Institutrices de NANTES ; nous les prions de croire à notre fidèle souvenir et à notre reconnaissance .

Nous remercions vivement Monsieur R.BOULESTEIX , Professeur au Lycée Jules Verne à Nantes : nous lui devons notre orientation vers l'Enseignement supérieur.

Notre profonde reconnaissance s'adresse encore à tous ceux qui ont participé à la réalisation pratique de ce travail .

Que Mademoiselle D.MANDIN et Monsieur A.REIGNIER , Aides-Techniques , trouvent ici l'expression de nos très vifs remerciements et de notre amitié sincère ; grâce à leur dévouement , à l'intérêt profond manifesté pour leur travail , à leur minutie et à leur patience , ils ont été pour nous des aides précieux dans la confection des coupes histologiques et dans la réalisation de l'illustration .

Nos remerciements s'adressent aussi à Mademoiselle R.REBERTEAU et à Monsieur R.HAMON , Aides-Techniques au Laboratoire de Botanique générale de la Faculté des Sciences de Nantes , qui ont surveillé nos cultures avec beaucoup d'attention lors de notre séjour à Nantes , à Mesdemoiselles M-A. LE CREN et L.GASNIER, Etudiantes , pour l'aide qu'elles nous ont apportée .

Que Mademoiselle M.BARBE , Professeur d'Allemand à Nantes et Madame M-Th. HAMON , Aide-Technique du C.N.R.S. au Laboratoire de Botanique générale de la Faculté des Sciences de Nantes , trouvent aussi l'expression de notre reconnaissance pour leur aide désintéressée (traductions d'allemand) .

Nous adressons notre amical souvenir à Mademoiselle M.LECOQ , à Madame L.SIMON , Maîtres-Assistants à la Faculté des Sciences de Nantes et à Monsieur A.DAVID , Assistant au Collège Scientifique Universitaire d'Angers .

— : — : — : — : — : — : — : — : — : — :

P R E M I E R E P A R T I E

HISTORIQUE DE L'INTERPRETATION DU CYATHE

L'interprétation du cyathium ou appareil reproducteur très particulier du genre *Euphorbia* a donné lieu à de nombreuses controverses jusqu'au début de ce siècle .

Dès 1700 , TOURNEFORT (123) signale l'existence d'une "fleur hermaphrodite" dans le genre *Euphorbia* , idée reprise plus tard par LINNÉ (86 , 87), ADAN-SON (1), LAMARCK (81) , JUSSIEU (80), PAYER (108) et BAILLON (10 , 11).

LINNE (86 , 87) précise que, dans le "périclype gamophylle" de cette "fleur", les "sépalés" sont représentés par les glandes et les "pétales" par les pièces foliacées intermédiaires (bractées) ; les "étamines" sont pourvues d'un filet articulé .

LAMARCK (81) et JUSSIEU (80) , bien que favorables d'abord à l'hypothèse d'une "fleur hermaphrodite" , pensent que le cyathe peut être une inflorescence , mais c'est BROWN (22) qui , le premier , en 1817 , affirme que le cyathe est une inflorescence "androgyné" composée de nombreuses fleurs très réduites ; les "étamines" de LINNÉ sont formées d'étamines normales insérées à l'extrémité d'un pédicelle et sont par conséquent des fleurs mâles axillées par une petite bractée et groupées en inflorescences latérales qui se développent à l'aisselle de "petites feuilles périphériques" (bractées involucrales) ; au centre , le "pistil" est en réalité une fleur femelle dont le pédoncule s'élargit , sous les carpelles , en un bourrelet assimilé à un calice rudimentaire . Cette opinion , malgré quelques divergences , est admise par ROEPER (113) et WYDLER (139) .

ROEPER (113) , à la suite d'observations de cyathes anormaux , pense que

l'involucre est formé par cinq bractées connées , identiques à celles qui axillent les cinq rayons de l'ombelle principale de l'*Euphorbia helioscopia* L.; les glandes sont des structures commissurales doubles provenant de la fusion de deux stipules glandulaires appartenant à deux bractées adjacentes . Les faisceaux de fleurs mâles seraient issus de bourgeons accessoires apparus à l'aisselle des bractées et chaque fleur mâle , axillée par une bractéole , résulterait de la connation de deux ou trois étamines .

WYDLER (139) précise, le premier , que les fleurs mâles sont groupées en *cincinnus* ("Wickel") ou cymes unipares scorpioides (terminologie de BRAVAIS, 20).

Cependant , malgré ces nouvelles interprétations du cyathe , un siècle après LINNÉ , la théorie de la "fleur hermaphrodite" est reprise par PAYER (108) et BAILLON (10) . Selon ces auteurs , les Euphorbes ont une "fleur androgyne, polyandre , tricarpellée " . L'involucre est un "calice" gamosépale , les cinq bractées correspondent aux "sépales" , les cinq glandes aux "pétales" , " les prétendus calices des fleurs mâles et femelle sont des disques " , les fleurs mâles sont des "étamines" articulées groupées en faisceaux épisépales qui , selon PAYER , proviendraient du dédoublement d'une seule étamine ; la "fleur" (cyathe) aurait été primitivement pentastémone . De plus , BAILLON précise que la présence de l'articulation sur le filet de l'étamine n'implique pas l'existence de deux organes différents , ce n'est qu'une "modification des tissus" , un "changement dans la direction des éléments anatomiques " qui apparaissent à un stade avancé du développement ; il remarque encore la préfo- liation quinconciale des "sépales" ("sépales 1 et 3 antérieurs , sépale 2 postérieur") .

En 1870 , l'étude de l'organogénèse du cyathe permet à WARMING (134,135) de confirmer la théorie de l'inflorescence . Les cinq folioles involucreales se différencient selon l'indice phyllotaxique 2/5 , la première est postérieure , les pièces 2 et 5 sont antérieures ; à leur aisselle , cinq bourgeons sont à l'origine des cinq faisceaux de fleurs mâles . Les glandes sont les stipules des folioles involucreales , elles peuvent apparaître d'ailleurs sur les pétio- les ou sur les bords des feuilles d'un grand nombre d'espèces d'Euphorbiacées ainsi que , d'une façon anormale , sur les bractées axillant les rayons d'inflo- rescence dans le genre *Euphorbia* . Les "étamines" sont des fleurs mâles grou- pées en cymes unipares scorpioides et l'articulation indique la limite "entre

la fleur mâle proprement dite et son pédicelle" . Les bractéoles (bractées) des fleurs mâles sont des "trichomes" et rappellent le "pappus" des Composées, le "périgone sétiforme" de certaines Cypéracées ou les poils entourant les fleurs femelles des Typhacées . Le bourrelet annulaire sous-ovarien est assimilé à un calice rudimentaire qui "apparaît tard , après que les ovules sont bien développés " .

En 1871 , à la suite d'observations de cas tératologiques , SCHMITZ(116) confirme les résultats de WARMING et ajoute que l'étamine unique des fleurs mâles est une excroissance d'origine axiale car le pédoncule porte parfois des ramifications latérales et peut même se terminer par un cyathe .

De 1872 à 1898 , les théories de BROWN et de ROEPER sont reprises par de nombreuses auteurs : MULLER (103) , CELAKOWSKY(24) , ERNST(56) , HYERONYMUS (75) , EICHLER (49) , BENTHAM et HOOKER(12) , VAN TIEGHEM (127) et GAUCHER (60) . Selon MULLER(103) , les étamines ne sont pas d'origine axiale et les fleurs mâles se composent d'une unique étamine insérée à l'extrémité d'un pédoncule . CELAKOWSKY (24) pense que les étamines résulteraient de la confluence de deux anthères biloculaires , le pédoncule serait un axe et l'articulation marquerait l'emplacement d'une préfeuille("Vorblatt") disparue .

En 1906 , SCHMIDT (115) est le premier à interpréter les inflorescences mâles comme des cymes bipares à leur base , unipares ensuite ; de plus , il considère le pédoncule floral mâle comme étant de nature caulinare alors que les étamines seraient de nature foliaire (phyllome) .

VELENOVSKY (129) et WORSDELL (138) , partisans de la théorie de l'inflorescence , n'apportent rien de nouveau .

Une interprétation nouvelle des glandes du cyathe est donnée par GLUCK(63) en 1919, puis confirmée par TROLL (124) en 1928 : les glandes seraient des phyllomes et les bractées involucrales des stipules interpétiolaires .

En 1924, MICHAELIS (96), comme WYDLER (139), considère que les fleurs mâles sont groupées en cymes unipares scorpioïdes axillées par une bractée involucrale .

C'est en 1925 que J. HABER (72) , après des recherches anatomiques sur de nombreuses espèces du genre *Euphorbia* , confirme la nature inflorescentielle du cyathe et apporte quelques précisions quant à son interprétation . Cette

inflorescence cymeuse , composée d'un axe central et de cinq ramifications principales , est contractée à l'intérieur d'un involucre gamophylle constitué de cinq bractées séparées ou non par des glandes . Les cinq ramifications principales , axillées par une bractée involucrelle , s'individualisent selon l'indice phyllotaxique 2/5 ; chacune d'elles se divise pour former un dichasium dont les deux rayons se prolongent par des monochasiums (inflorescences mâles) . Lorsque le nombre de fleurs mâles d'une cyme est égal ou inférieur à trois , il n'y a pas de ramification monochasiale . Les glandes , d'origine caulinaire , représenteraient des ramifications secondaires modifiées des cinq branches principales de l'inflorescence . Les fleurs mâles peuvent être axillées par des bractéoles vestigiales ou bien développées , non vascularisées , libres ou unies entre elles et aux marges des bractées involucrelles , formant à ce niveau les "commissures" ; elles sont composées d'une étamine insérée sur un pédoncule et articulées , l'articulation représentant l'emplacement d'un périanthe avorté . La fleur femelle est réduite à un gynécée tricarpellé inséré sur un pédoncule à l'extrémité duquel un bourrelet marque l'emplacement d'un périanthe disparu . La stèle de l'axe central de l'inflorescence se divise en 6 stèles , cinq périphériques qui seront dissociées entre les cymes de fleurs mâles , les bractées involucrelles et les glandes , et une centrale destinée à la fleur femelle . Chaque bractée involucrelle est irriguée par une seule trace foliaire résultant de la fusion des trois traces normales d'une feuille d'Euphorbe qui s'individualiseront à nouveau dans la région moyenne ou supérieure de la bractée . Les deux stèles destinées à chaque glande s'élèvent de l'axe primaire après le départ de la trace foliaire bractéale (excepté chez l'*Euphorbia splendens* Bojer) , se ramifient puis s'unissent en une seule stèle qui donnera un anneau vasculaire complexe au niveau de la glande . Dans les cymes de fleurs mâles , les stèles , normales au niveau des dichasiums , sont beaucoup plus réduites au niveau des monochasiums .

La théorie de l'inflorescence semble donc définitivement admise ; ce sont les interprétations des inflorescences mâles et des glandes qui suscitent maintenant le plus de controverses .

En 1928 , VEH (128) pense que les glandes sont d'origine secondaire et apparaissent sur les appendices pétaloïdes de nature stipulaire . MANSFELD(91)

assimile les bractéoles des fleurs mâles à des bractées ; il admet cependant qu'elles peuvent être issues de proliférations commissurales des bractées involucreales ; cet auteur est également favorable à la théorie du dichasium en ce qui concerne l'inflorescence mâle . PAX et HOFFMANN (107) interprètent les glandes comme des excroissances d'appendices foliacés et les inflorescences mâles comme de simples *cincinnus* . CROIZAT (36,37) se rallie à la théorie classique de la nature foliaire des glandes .

En 1937 , SCHOUTE (120) confirme la théorie de ROEPER : les glandes sont des formations commissurales secondaires ; l'inflorescence mâle est un simple *cincinnus* dans le genre *Euphorbia* malgré l'existence de dichasiums terminés par des monochasiums chez l'*Anthostema Aubryanum* Baill..

La même année , H.BODMANN (17) , à la suite d'observations tératologiques , confirme la nature double des glandes qui résulteraient de la fusion de deux glandes unipares , et , qu'elle considère comme des anthères transformées , soudées deux à deux . Cette théorie staminale est contestée dès l'année suivante par SCHOUTE (121) .

En 1951 , EMBERGER (50) considère le cyathe comme un "état préfloral" : c'est une inflorescence cymeuse très contractée " constituée , habituellement , par cinq petites cymes unipares scorpioïdes de fleurs monostaminées entourant une fleur femelle centrale nue , tricarpellée et pédonculée " . GAUSSEN (62), au contraire , pense que le cyathe représente un état surévolué .

████████████████████ .

En 1955 , les travaux de NOZERAN (105) mettent en évidence les faits suivants .

- 1.-L'évolution phylogénétique qui s'est poursuivie dans plusieurs directions montre l'origine de la fleur mâle monostaminée apérianthée du genre *Euphorbia* à partir d'une fleur pluristaminée périanthée du genre *Mercurialis* .
- 2.-Les glandes du cyathe d'*Euphorbia* sont d'origine stipulaire .
- 3.-Il existe chez les Euphorbiacées des inflorescences très voisines du cyathe : le "*paracyathium*" et le "*précyathium*". Le "*paracyathium*" rappelle le *cyathium* par son organisation générale mais en diffère par la position alternicarpelle des pièces périanthaires femelles (*Jatropha*) ; le "*précyathium*", de même type que le *cyathium* , n'en diffère que par un simple degré de contraction (*Anthostema*) ; l'évolution s'est faite à partir du "*précyathium*"

1

type le plus primitif , vers le *cyathium* , type le plus évolué mais elle ne semble pas s'arrêter à cet "état préfloral" que constitue le *cyathium* .Chez l'*Euphorbia hirta* L., la réduction du nombre des fleurs mâles à 5 permet d'assimiler , éventuellement , un tel cyathe à une fleur hermaphrodite . La disparition de l'articulation de la fleur mâle et la réduction du pédoncule floral femelle auraient pour conséquence la formation d'une "fleur pentamère , haplostémone , formée de cinq pièces périanthaires , de cinq étamines et de trois carpelles " .

Enfin récemment , WEBSTER (136) précise que les inflorescences mâles peuvent être de deux sortes : monochasiales ou dichasiales à la base puis monochasiales .

-:-:-:-:-

MATERIEL - TECHNIQUES

Nos observations ont porté sur plusieurs espèces d'Euphorbiacées (*Euphorbia marginata* Pursh , *Euphorbia Lathyris* L. , *Euphorbia Esula* L. et *Codiaeum variegatum* L. var. *appendiculatum* Celak.) dont les échantillons provenaient de stations différentes :

- *Euphorbia marginata* : jardin expérimental et serres du Laboratoire de Botanique générale de la Faculté des Sciences de Nantes , terrasses du Centre d'Ecologie méditerranéenne du Laboratoire Arago de la Faculté des Sciences de Paris (Banyuls , Pyrénées -Orientales), jardin privé à Nantes , jardin de l'Ecole supérieure d'Agriculture d'Angers ;
- *Euphorbia Lathyris* : jardin expérimental et serres du Laboratoire de Botanique générale de la Faculté des Sciences de Nantes , jardin de l'Ecole supérieure d'Agriculture d'Angers , terrain vague (Commune de Brossay , près de Doué-la-Fontaine, Maine et Loire) ;
- *Euphorbia Esula* : chemin de la Papotière , en bordure d'un fossé , à proximité de la Loire , près de Nantes (Doulon) ;
- *Codiaeum variegatum* : serres du Laboratoire de Botanique générale de la Faculté des Sciences de Nantes .

Les techniques expérimentales étaient variées : action d'une substance chimique (acide 2,4-dichlorophénoxyacétique) , traumatismes , perturbations du rythme photopériodique .

Le sel de sodium de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique en solution aqueuse saturée (20 mg par litre) a été pulvérisé sur les plants d'*Euphorbia marginata* à différents moments des stades végétatif et reproducteur , le protocole expérimental étant établi en vue d'obtenir le plus grand nombre



Bractée



Bractée asymétrique chez
l'*Euphorbia Lathyris*



Pièce foliaire à marges
pubescentes chez l'*Eu-*
phorbia Esula



Pièce foliaire à marges
stigmatiques chez l'*Eu-*
phorbia Esula



Glande normale chez
l'*Euphorbia marginata*



Glande normale chez
l'*Euphorbia Lathyris*



Glande normale chez
l'*Euphorbia Esula*



Demi-glande chez les
trois espèces étudiées



Cyme de fleurs mâles



Bractéole



Fleurs mâles connées



Staminode



Bourgeon inséré sur un
pédoncule floral mâle



Fleur mâle rudimentaire



Carpelle virescent



Carpelle virescent avec
marge stigmatique



Carpelle virescent avec
branche stigmatique

d'anomalies afin d'effectuer un recensement des potentialités morphogénétiques de la plante d'ailleurs très polymorphe selon les conditions de milieu et de climat .

Chez l'*Euphorbia Lathyris* , nous avons effectué des pulvérisations de 2,4-D comme dans le cas précédent ,des traumatismes (sections de l'apex) et des perturbations du rythme photopériodique . Dans ce cas , les plantes , cultivées en serre chaude (25° le jour , 15° la nuit) , provenant de jeunes germinations récoltées en Octobre , étaient réparties en trois lots soumis respectivement à un éclairage continu , à un éclairage quotidien de 16 heures ou de 8 heures .

Les morphoses étudiées chez l'*Euphorbia Esula* étaient dues au parasitisme par les écidies d'une Rouille , l'*Uromyces pisi* Winter , ou par les larves d'un Diptère , le *Perrisia capsulae* Kieff .

Ainsi , chez les deux espèces traitées expérimentalement comme chez l'espèce parasitée , nous nous sommes appliquée à mettre en évidence le large spectre des morphoses ainsi induites afin de révéler les potentialités morphogénétiques de ces plantes , tout en insistant sur l'identité des résultats quelle qu'en soit la cause .

Ajoutons encore les observations des organes foliaires du *Codiaeum variegatum* modifiées par suite d'une mutation de gènes .

Les observations macroscopiques préliminaires des plantes vivantes étaient toujours réalisées avec beaucoup de précautions (emploi de gants) ; on sait , en effet , que le latex très toxique , surtout chez l'*Euphorbia Lathyris* , provoque un oedème voisin de l'oedème de QUINCK , des brûlures et des éruptions cutanées ; l'étude détaillée portait sur des échantillons fixés et conservés dans l'alcool à 50°C , le latex ainsi coagulé n'était plus nocif et ne gênait pas les observations .

Les dissections étaient pratiquées sous les stéréomicroscopes ZEISS et WILD , la course des faisceaux libéro-ligneux étudiée après éclaircissement des organes au chloral-lactophénol. La technique des coupes sériées

☐ **1** ☐ **2** ☐ **3** ☐ **4** ☐ **5** ☐ **6** ☐ **7** ☐ **8** ☐ **9** ☐ **10** ☐ **11** ☐ **12** ☐ **13** ☐ **14** ☐ **15** ☐ **16** ☐ **17** ☐ **18** ☐ **19** ☐ **20** ☐ **21** ☐ **22** ☐ **23** ☐ **24** ☐ **25** ☐ **26** ☐ **27** ☐ **28** ☐ **29** ☐ **30** ☐ **31** ☐ **32** ☐ **33** ☐ **34** ☐ **35** ☐ **36** ☐ **37** ☐ **38** ☐ **39** ☐ **40** ☐ **41** ☐ **42** ☐ **43** ☐ **44** ☐ **45** ☐ **46** ☐ **47** ☐ **48** ☐ **49** ☐ **50** ☐ **51** ☐ **52** ☐ **53** ☐ **54** ☐ **55** ☐ **56** ☐ **57** ☐ **58** ☐ **59** ☐ **60** ☐ **61** ☐ **62** ☐ **63** ☐ **64** ☐ **65** ☐ **66** ☐ **67** ☐ **68** ☐ **69** ☐ **70** ☐ **71** ☐ **72** ☐ **73** ☐ **74** ☐ **75** ☐ **76** ☐ **77** ☐ **78** ☐ **79** ☐ **80** ☐ **81** ☐ **82** ☐ **83** ☐ **84** ☐ **85** ☐ **86** ☐ **87** ☐ **88** ☐ **89** ☐ **90** ☐ **91** ☐ **92** ☐ **93** ☐ **94** ☐ **95** ☐ **96** ☐ **97** ☐ **98** ☐ **99** ☐ **100** ☐ **101** ☐ **102** ☐ **103** ☐ **104** ☐ **105** ☐ **106** ☐ **107** ☐ **108** ☐ **109** ☐ **110** ☐ **111** ☐ **112** ☐ **113** ☐ **114** ☐ **115** ☐ **116** ☐ **117** ☐ **118** ☐ **119** ☐ **120** ☐ **121** ☐ **122** ☐ **123** ☐ **124** ☐ **125** ☐ **126** ☐ **127** ☐ **128** ☐ **129** ☐ **130** ☐ **131** ☐ **132** ☐ **133** ☐ **134** ☐ **135** ☐ **136** ☐ **137** ☐ **138** ☐ **139** ☐ **140** ☐ **141** ☐ **142** ☐ **143** ☐ **144** ☐ **145** ☐ **146** ☐ **147** ☐ **148** ☐ **149** ☐ **150** ☐ **151** ☐ **152** ☐ **153** ☐ **154** ☐ **155** ☐ **156** ☐ **157** ☐ **158** ☐ **159** ☐ **160** ☐ **161** ☐ **162** ☐ **163** ☐ **164** ☐ **165** ☐ **166** ☐ **167** ☐ **168** ☐ **169** ☐ **170** ☐ **171** ☐ **172** ☐ **173** ☐ **174** ☐ **175** ☐ **176** ☐ **177** ☐ **178** ☐ **179** ☐ **180** ☐ **181** ☐ **182** ☐ **183** ☐ **184** ☐ **185** ☐ **186** ☐ **187** ☐ **188** ☐ **189** ☐ **190** ☐ **191** ☐ **192** ☐ **193** ☐ **194** ☐ **195** ☐ **196** ☐ **197** ☐ **198** ☐ **199** ☐ **200** ☐ **201** ☐ **202** ☐ **203** ☐ **204** ☐ **205** ☐ **206** ☐ **207** ☐ **208** ☐ **209** ☐ **210** ☐ **211** ☐ **212** ☐ **213** ☐ **214** ☐ **215** ☐ **216** ☐ **217** ☐ **218** ☐ **219** ☐ **220** ☐ **221** ☐ **222** ☐ **223** ☐ **224** ☐ **225** ☐ **226** ☐ **227** ☐ **228** ☐ **229** ☐ **230** ☐ **231** ☐ **232** ☐ **233** ☐ **234** ☐ **235** ☐ **236** ☐ **237** ☐ **238** ☐ **239** ☐ **240** ☐ **241** ☐ **242** ☐ **243** ☐ **244** ☐ **245** ☐ **246** ☐ **247** ☐ **248** ☐ **249** ☐ **250** ☐ **251** ☐ **252** ☐ **253** ☐ **254** ☐ **255** ☐ **256** ☐ **257** ☐ **258** ☐ **259** ☐ **260** ☐ **261** ☐ **262** ☐ **263** ☐ **264** ☐ **265** ☐ **266** ☐ **267** ☐ **268** ☐ **269** ☐ **270** ☐ **271** ☐ **272** ☐ **273** ☐ **274** ☐ **275** ☐ **276** ☐ **277** ☐ **278** ☐ **279** ☐ **280**

☐ **1** ☐ **2** ☐ **3** ☐ **4** ☐ **5** ☐ **6** ☐ **7** ☐ **8** ☐ **9** ☐ **10** ☐ **11** ☐ **12** ☐ **13** ☐ **14** ☐ **15** ☐ **16** ☐ **17** ☐ **18** ☐ **19** ☐ **20** ☐ **21** ☐ **22** ☐ **23** ☐ **24** ☐ **25** ☐ **26** ☐ **27** ☐ **28** ☐ **29** ☐ **30** ☐ **31** ☐ **32** ☐ **33** ☐ **34** ☐ **35** ☐ **36** ☐ **37** ☐ **38** ☐ **39** ☐ **40** ☐ **41** ☐ **42** ☐ **43** ☐ **44** ☐ **45** ☐ **46** ☐ **47** ☐ **48** ☐ **49** ☐ **50** ☐ **51** ☐ **52** ☐ **53** ☐ **54** ☐ **55** ☐ **56** ☐ **57** ☐ **58** ☐ **59** ☐ **60** ☐ **61** ☐ **62** ☐ **63** ☐ **64** ☐ **65** ☐ **66** ☐ **67** ☐ **68** ☐ **69** ☐ **70** ☐ **71** ☐ **72** ☐ **73** ☐ **74** ☐ **75** ☐ **76** ☐ **77** ☐ **78** ☐ **79** ☐ **80** ☐ **81** ☐ **82** ☐ **83** ☐ **84** ☐ **85** ☐ **86** ☐ **87** ☐ **88** ☐ **89** ☐ **90** ☐ **91** ☐ **92** ☐ **93** ☐ **94** ☐ **95** ☐ **96** ☐ **97** ☐ **98** ☐ **99** ☐ **100** ☐ **101** ☐ **102** ☐ **103** ☐ **104** ☐ **105** ☐ **106** ☐ **107** ☐ **108** ☐ **109** ☐ **110** ☐ **111** ☐ **112** ☐ **113** ☐ **114** ☐ **115** ☐ **116** ☐ **117** ☐ **118** ☐ **119** ☐ **120** ☐ **121** ☐ **122** ☐ **123** ☐ **124** ☐ **125** ☐ **126** ☐ **127** ☐ **128** ☐ **129** ☐ **130** ☐ **131** ☐ **132** ☐ **133** ☐ **134** ☐ **135** ☐ **136** ☐ **137** ☐ **138** ☐ **139** ☐ **140** ☐ **141** ☐ **142** ☐ **143** ☐ **144** ☐ **145** ☐ **146** ☐ **147** ☐ **148** ☐ **149** ☐ **150** ☐ **151** ☐ **152** ☐ **153** ☐ **154** ☐ **155** ☐ **156** ☐ **157** ☐ **158** ☐ **159** ☐ **160** ☐ **161** ☐ **162** ☐ **163** ☐ **164** ☐ **165** ☐ **166** ☐ **167** ☐ **168** ☐ **169** ☐ **170** ☐ **171** ☐ **172** ☐ **173** ☐ **174** ☐ **175** ☐ **176** ☐ **177** ☐ **178** ☐ **179** ☐ **180** ☐ **181** ☐ **182** ☐ **183** ☐ **184** ☐ **185** ☐ **186** ☐ **187** ☐ **188** ☐ **189** ☐ **190** ☐ **191** ☐ **192** ☐ **193** ☐ **194** ☐ **195** ☐ **196** ☐ **197** ☐ **198** ☐ **199** ☐ **200** ☐ **201** ☐ **202** ☐ **203** ☐ **204** ☐ **205** ☐ **206** ☐ **207** ☐ **208** ☐ **209** ☐ **210** ☐ **211** ☐ **212** ☐ **213** ☐ **214** ☐ **215** ☐ **216** ☐ **217** ☐ **218** ☐ **219** ☐ **220** ☐ **221** ☐ **222** ☐ **223** ☐ **224** ☐ **225** ☐ **226** ☐ **227** ☐ **228** ☐ **229** ☐ **230** ☐ **231** ☐ **232** ☐ **233** ☐ **234** ☐ **235** ☐ **236** ☐ **237** ☐ **238** ☐ **239** ☐ **240** ☐ **241** ☐ **242** ☐ **243** ☐ **244** ☐ **245** ☐ **246** ☐ **247** ☐ **248** ☐ **249** ☐ **250** ☐ **251** ☐ **252** ☐ **253** ☐ **254** ☐ **255** ☐ **256** ☐ **257** ☐ **258** ☐ **259** ☐ **260** ☐ **261** ☐ **262** ☐ **263** ☐ **264** ☐ **265** ☐ **266** ☐ **267** ☐ **268** ☐ **269** ☐ **270** ☐ **271** ☐ **272** ☐ **273** ☐ **274** ☐ **275** ☐ **276** ☐ **277** ☐ **278** ☐ **279** ☐ **280**

CLASSIFICATION - IDENTIFICATION

L'*Euphorbia marginata* Pursh , l'*Euphorbia Lathyris* L. , l'*Euphorbia Esula* L. appartiennent à la famille des Euphorbiacées ; la position systématique et les relations phylogénétiques de cette famille ont fait l'objet de nombreuses controverses .

Dès 1751 , LINNÉ (85) donne le nom de TRICOCÉES à un ordre renfermant le genre *Euphorbia*. Plus tard , JUSSIEU (80) , puis ADANSON (1) conservent l'ordre mais en supprimant quelques genres . En 1858 , BAILLON (10) pense que les Euphorbiacées , dont il élimine les Buxacées , présentent des affinités avec les MALVALES , les GÉRANIALES-RUTALES et les RHAMNALES .

Cette famille est ensuite placée dans la série des UNISEXUALES par BENTHAM et HOOKER (12) , et dans l'ordre des PASSIONALES par HALLIER (73) . ENGLER et PRANTL (55) puis BESSEY (15) l'intègrent dans l'ordre des GÉRANIALES , avec les Daphniphyllacées (ENGLER et PRANTL) , les Callitrichacées et les Dichapétalacées (BESSEY) ; WETTSTEIN (137) et RENDLE (111) la placent dans l'ordre des TRICOCÉES avec les Callitrichacées .

PAX (106) attribue aux Euphorbiacées une origine diphylétique à partir des MALVALES et des GÉRANIALES-SAPINDALES ; HUTCHINSON (79) , qui les fait dériver des BIXALES , TILIALES , MALVALES , CÉLASTRALES et peut-être SAPINDALES, crée l'ordre des EUPHORBIALES dont elles constituent l'unique famille ; CROIZAT (36) souligne également leurs affinités avec les MALVALES et plus spécialement avec les Sterculiacées .

EMBERGER (52) intègre la famille des Euphorbiacées au grand phylum des Tricoques (fig.1) , comprenant un seul ordre , l'ordre des TRICOQUES réunissant lui-même quatre familles : Euphorbiacées , Daphniphyllacées , Dichapétalacées et Lophopyxidacées . Selon cet auteur , le phylum des Tricoques présente des affinités (pollen des Tiliacées, états préfloraux, androcée en colonne à rapprocher de celui du *Cnidoscolus*, capsule déhiscente sous forme de "coques", appareil libéro-ligneux foliaire et nervation cotylédonnaire des Sterculiacées) avec celui des GÉRANIALES-MALVALES dans lequel on pourrait l'introduire en tant qu'ordre .

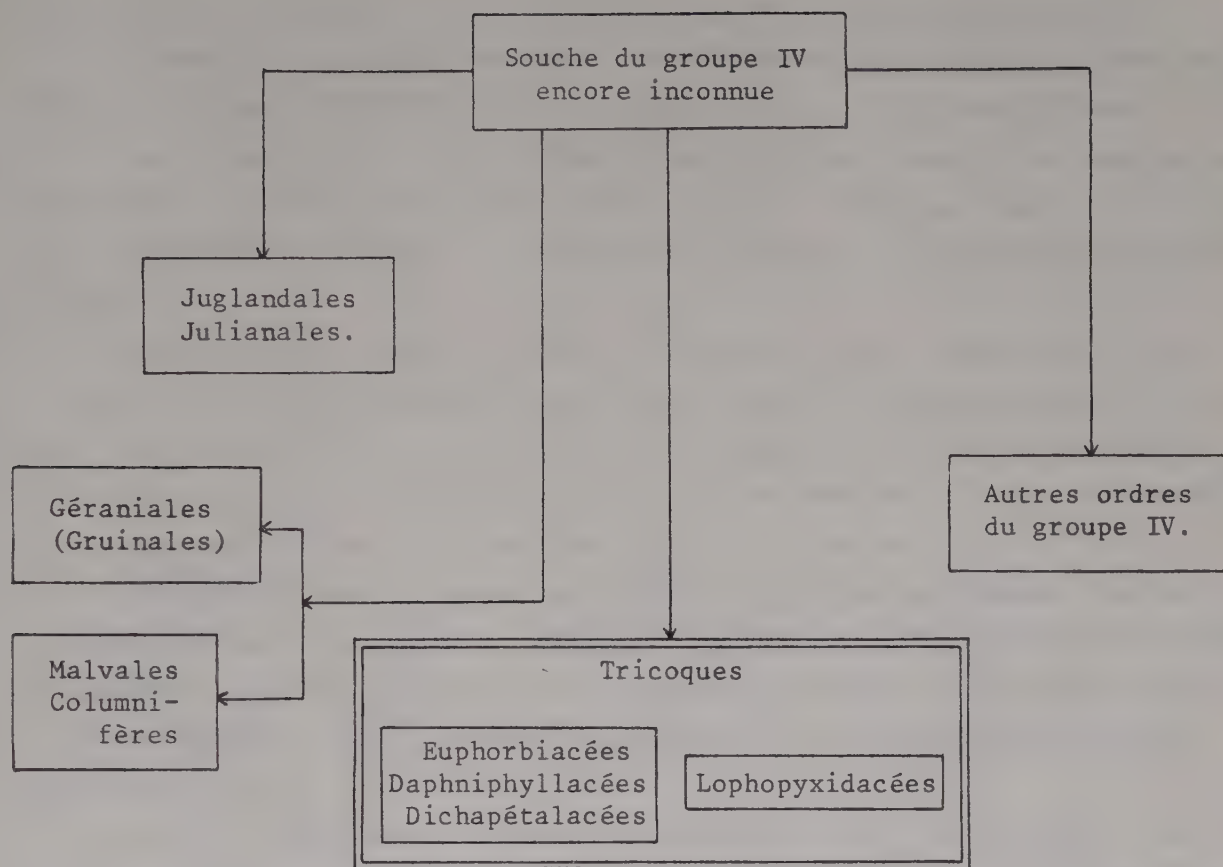


Fig.1.- Classification des TRICOQUES , due à EMBERGER

Ce phylum des Tricoques est caractérisé par ses fleurs presque toujours unisexuées , son gynécée en général tricarPELLÉ , un ou deux ovules anatropes suspendus par loge ovarienne , sa capsule tricoque et ses graines généralement caronculées .

La famille des Euphorbiacées , connue depuis le Crétacé supérieur , renferme près de 300 genres répartis en 8 à 10 000 espèces . On trouve ses représentants sous tous les climats mais surtout en Amérique et en Afrique tropicales . En France , trois genres (*Euphorbia* , *Crozophora* et *Mercurialis*) sont représentés par 54 espèces . Les plantes de cette famille , appartenant à tous les types biologiques , sont généralement monoïques à feuilles alternes . Les inflorescences sont variées (grappes , épis , panicules , cymes) ; les fleurs unisexuées sont souvent apétales , le gynécée tricarPELLÉ , les ovules anatropes épitropes

pendants ; le fruit est une capsule , rarement une baie ou une drupe .

A l'intérieur de cette famille , EMBERGER distingue plusieurs sous-familles : Phyllanthoïdées , Crotonoïdées , Poranthéroïdées et Ricinocarpoïdées .

La sous-famille des Crotonoïdées à laquelle appartiennent les espèces que nous avons étudiées est caractérisée par un seul ovule par loge , des cotylédons plus larges que la radicule , l'existence possible de laticifères et de liber interne .

D'après la classification de PAX et HOFFMANN (107) , antérieure à celle d'EMBERGER , nous retiendrons deux tribus auxquelles appartiennent les plantes qui nous intéressent , à l'intérieur de la sous-famille des Crotonoïdées :

- 1.- les Clutiées (*Codiaeum variegatum*) caractérisées par des inflorescences en grappes unisexuées et généralement du liber interne ;
- 2.- les Euphorbiées (*Euphorbia*) caractérisées par la disposition des fleurs unisexuées groupées en cyathium , la présence d'un involucre de bractées foliacées entourant des fleurs mâles monandres et nues et une fleur femelle centrale réduite à son gynécée , un embryon à cotylédons aplatis et des laticifères vrais .

Parmi les Euphorbiées , le genre *Euphorbia* , avec 1 500 espèces , est très hétérogène . D'après les travaux récents de WEBSTER (136) , l'extrême diversité de l'habitat , des feuilles , du nombre chromosomique et de la forme du pollen pourraient permettre l'éclatement du genre *Euphorbia* en plusieurs genres moins importants . Il est cependant difficile de trouver des critères pour séparer ces genres qui représentent des unités évolutives . WEBSTER , adoptant un compromis , sépare le genre *Chamaesyce* du genre *Euphorbia* , tout en laissant à l'intérieur de celui-ci le genre *Poinsettia* . Ainsi limité , le genre *Euphorbia* ne comprend plus que 1 000 espèces réparties en 7 sous-genres parmi lesquels nous retiendrons *Esula* et *Agaloma* pour les espèces qui nous intéressent .

- I.- Sous-genre *Esula* Pers. : espèces les plus primitives avec des feuilles alternes au moins à la base , sans stipules et des glandes dépourvues d'appendice .

a / Section *Lathyris* Godron : elle ne renferme que l'*Euphorbia Lathyris* L. caractérisée par ses feuilles opposées décussées , ses capsules

DEUXIEME PARTIE

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE DES PLANTES NORMALES

EUPHORBIA MARGINATA PURSH

I.- APPAREIL VEGETATIF

L'*Euphorbia marginata* Pursh est une plante ligneuse annuelle atteignant 1 m à 1,50m de hauteur. Vingt à trente feuilles alternes, sessiles, simples et entières (fig.2), pourvues de stipules caduques , charnues et vascularisées (fig.3),

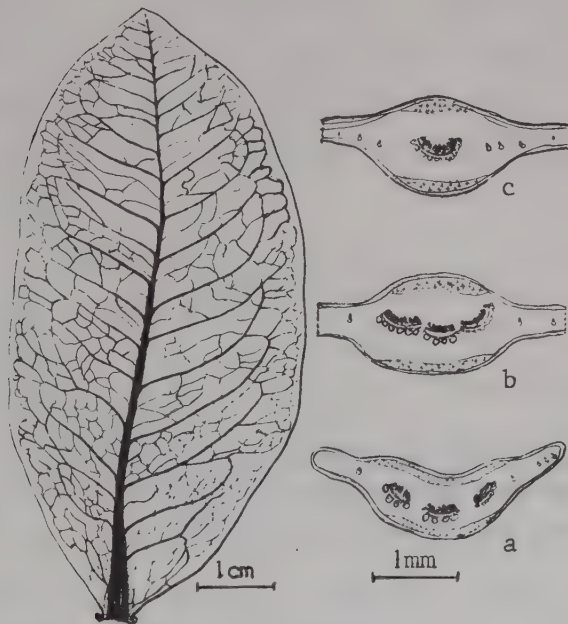


Fig. 2

Euphorbia marginata .- Feuille normale et représentation schématique de la structure histologique (a, b, c) .

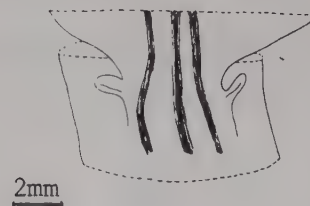


Fig. 3

Stipules normales à la base d'une feuille.

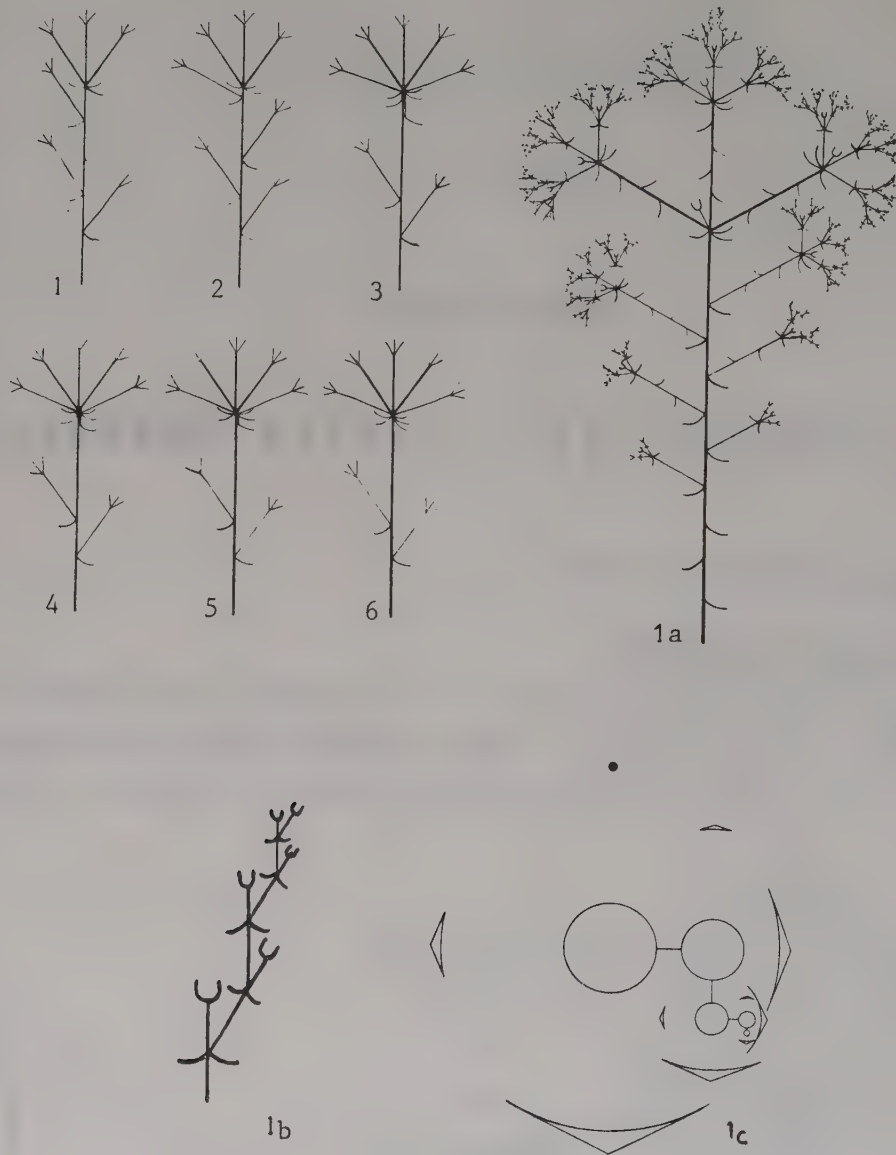


Fig.4.- 1 à 6 , représentation schématique des principaux types d'inflorescence ; 1a,détail du schéma 1 ; 1b , 1c , détails d'une cyme unipare scorpioïde.

sont insérées sur la tige par une base élargie couverte de poils fins et soyeux; l'indice phyllotaxique est $2/5$. Le limbe ovale , à l'apex terminé par une courte pointe , présente une nervation pennée camptodrome brachydrome ; à leur partie distale, les nervures s'anastomosent le long des deux marges.

II.- INFLORESCENCE (INFLORESCENCE DE CYATHES)

Parmi les nombreuses inflorescences étudiées , les formes les plus fréquentes sont des pléiochasiums à 3 et à 5 rayons axillés par 3 à 5 bractées . Il nous a été possible d'observer plusieurs stades intermédiaires entre une ombelle à 3 rayons (trichasium) et une ombelle à 5 rayons , les bractées axillantes pouvant être insérées à des niveaux différents sur l'axe principal . Les principaux types sont les suivants (*fig.4*):

- 1, l'axe principal est "terminé" par un trichasium au-dessous duquel les feuilles moyennes et supérieures axillent des rameaux pourvus de feuilles végétatives et terminés eux-mêmes par des ombelles de 3 à 5 rayons;
- 2, le rameau axillaire supérieur est inséré à 1 cm au-dessous des bractées du trichasium ;
- 3, les deux rameaux axillaires supérieurs, insérés à 1,5 cm et à 5,5 cm des bractées trichasiales, sont partiellement adnés à l'axe principal et s'individualisent au niveau de l'ombelle terminale qui semble ainsi constituée de 5 rayons ;
- 4, comme précédemment, les deux derniers rameaux axillaires sont adnés à l'axe principal mais les feuilles axillantes sont insérées beaucoup plus près du trichasium ;
- 5, la dernière feuille et son rameau axillaire sont insérés au niveau du trichasium, l'avant-dernière est insérée à 1 cm au-dessous et l'avant-dernier rameau est encore adné à l'axe principal ;
- 6, les deux dernières feuilles et leurs rameaux axillaires sont insérés au niveau du trichasium, l'ombelle est composée de 5 rayons disposés sur une spirale très contractée (indice phyllotaxique : $2/5$) ; les deux rayons d'origine axillaire sont généralement plus longs et plus frêles que les rayons du trichasium.

Entre les rayons de l'ombelle, l'axe principal se termine en général par un cyathe ou cyathium à 5 glandes (*fig. 6₂*) dont la fleur femelle avorte fréquemment.

Les rayons de l'ombelle principale (*fig. 4_{1a}*) se terminent par une ombellule

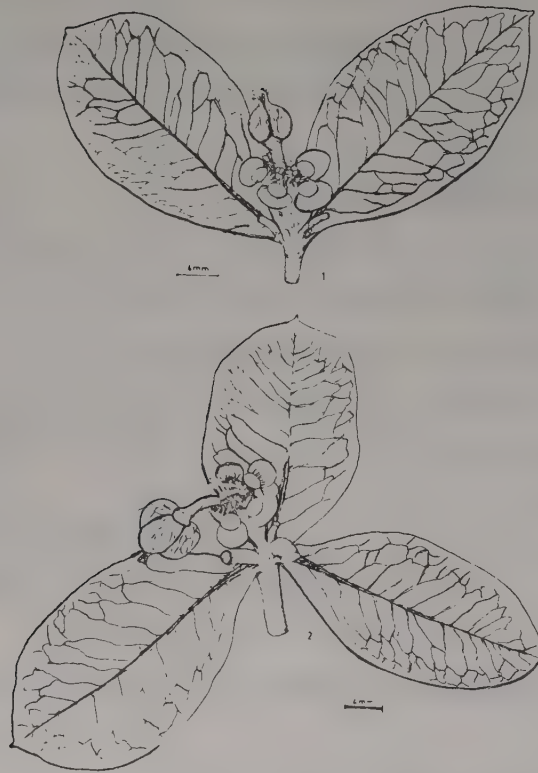


Fig. 5 .- 1 , dichasium normal ; 2 ,
trichasium normal.

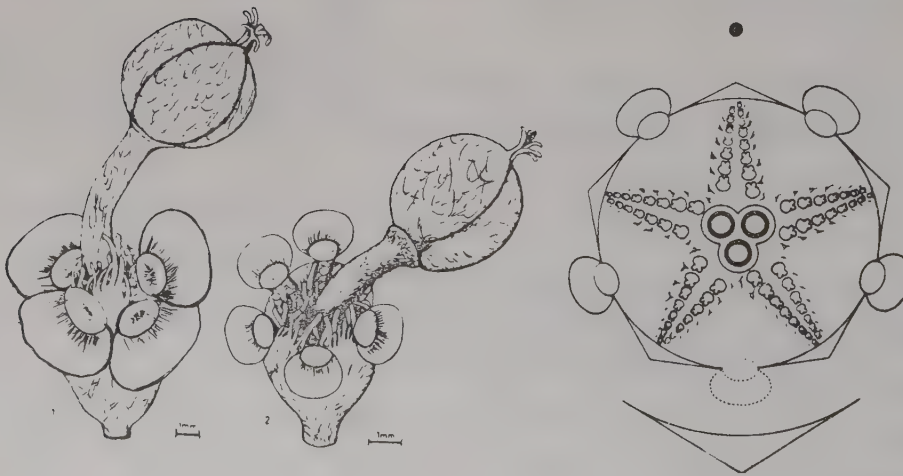


Fig. 6 .- Cyathe normal à 4 glandes (1) , à 5 glandes
(2) et diagramme.

tripartite (trichasium , *fig. 5₂*) dont les rayons se ramifient dichotomiquement (*fig. 5₁*) 2 ou 3 fois de suite (*fig. 4_{1a}*) ; puis un seul des rayons de chaque dichasium se développe (rameaux antidromes) alternativement d'un côté ou de l'autre (*fig. 4_{1b,1c}*) , l'ensemble formant une cyme unipare scorpioïde composée de 2 à 5 rayons ; le deuxième rayon de ces dichasiums peut être rudimentaire ou subsister sous la forme d'un bourgeon indifférencié. L'inflorescence est définie. Au niveau des dichasiums , les cyathes n'ont que 4 glandes (*fig. 6₁*) . Les bractées , de morphologie semblable aux feuilles , sont de plus en plus réduites depuis la base jusqu'au sommet de l'inflorescence.

Le cyathe , selon TROLL (124) , est "l'inflorescence principale" ; le pléiochasium apical que nous venons de décrire est formé de "pousses de renfort" et d'"inflorescences de renfort" (MARESQUELLE , 93 , SELL , 122) et correspond aux paracladies ("Parakladien") de TROLL (124) ; mais , au-dessous de ce pléiochasium , l'axe principal peut porter encore , selon la vigueur des individus , des inflorescences latérales qui modifient l'allure générale de la plante . Des rameaux latéraux développés à l'aisselle de feuilles végétatives , se terminent par des inflorescences de constitution souvent voisine de celle du pléiochasium apical . L'importance de ces "pousses" et de ces "inflorescences de renfort" décroît du sommet vers la base de l'axe principal : dans les plants très vigoureux , la presque totalité des feuilles de l'axe principal axillent des rameaux terminés par une ombelle de trois à cinq rayons ramifiés eux-mêmes en trichasiums puis en dichasiums ; parfois , seules les feuilles supérieures et moyennes axillent de tels rameaux , les feuilles inférieures n'axillant que des rameaux très courts ou des bourgeons indifférenciés ; enfin , les axes principaux des plants chétifs peuvent être entièrement dépourvus de rameaux latéraux .

III.- CYATHE

L'involucre du cyathe , petite urne de 4 à 6 mm de hauteur , est constitué par la coalescence de 5 courtes pièces foliacées, pubescentes , laciniées et libres à leur apex, les bractées involucreales (*fig. 7*) ; elles sont réunies entre elles par 4 ou 5 glandes ovales , peltées , jaunes et charnues , prolongées dorsalement par un appendice pétaloïde blanchâtre ; dans le cyathe de

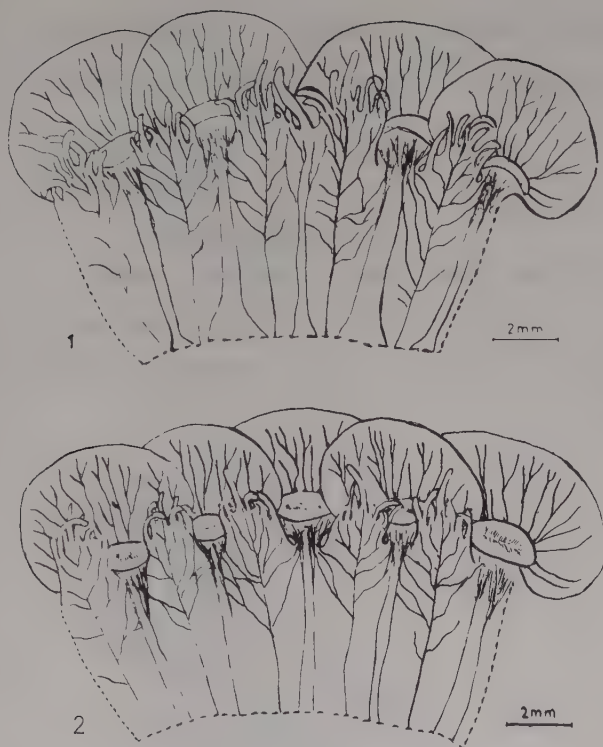


Fig. 7

Involucre d'un cyathe normal à 4 glandes (1), à 5 glandes (2). La pubescence n'a pas été représentée.

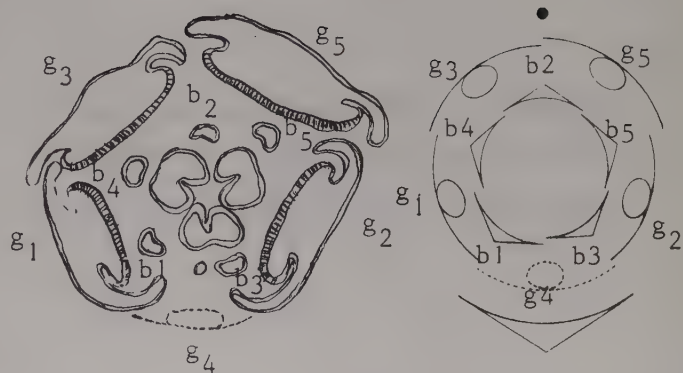


Fig. 8

Coupe transversale et représentation schématique d'un jeune cyathe normal.

chaque dichasium, une glande manque ; à sa place, se trouve un sillon dans lequel s'infléchit le pédoncule de la fleur femelle fécondée. Sous les glandes, la pilosité est très abondante sur la face adaxiale. La différenciation des 5 bractées involucreales se fait selon l'indice phyllotaxique $2/5$, la préfoliation est quinconciale comme celle des appendices des glandes mais en sens inverse (fig. 8).

Chaque bractée involucreale est parcourue par trois nervures principales ; la nervure médiane, qui se termine dans la languette apicale, se ramifie abondamment, les deux nervures latérales marginales sont destinées aux glandes. Le nombre des faisceaux libéro-ligneux des nervures latérales (2 à 8) varie selon l'importance des glandes ; celles-ci sont, en effet, plus ou moins larges selon la vigueur des individus. Certaines nervures secondaires du limbe se terminent à la base des languettes, les autres rejoignent les faisceaux

glandulaires. Lorsque la cinquième glande manque, les nervures latérales individualisées irriguent les marges des bractées.

IV.- FLEURS

A.- Fleurs mâles

Chaque bractée involucre axille une cyme unipare scorpioïde contractée d'une quinzaine de fleurs mâles, les éléments les plus jeunes se trouvant à la périphérie (*fig. 6 et 9*). Une fleur mâle (*fig.10*) est constituée



Fig. 9 .- Cyathe normal ouvert montrant les fleurs mâles et la fleur femelle.

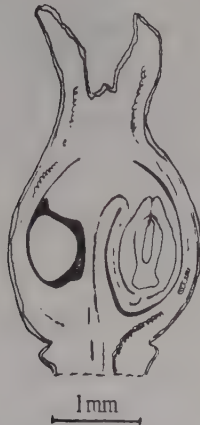


*Fig.10.-*Fleur mâle normale et sa bractéole.

d'une étamine insérée sur un court pédoncule floral qui s'allonge au cours de la maturation du cyathe. Le point d'insertion du filet staminal sur le pédoncule floral forme une articulation (péricleadium) marquant la place du périanthe disparu : ce caractère différencie le genre *Euphorbia* .A la base du pédoncule des fleurs mâles les plus âgées, on remarque souvent la présence d'une pièce bractéale ou bractéole, étroite, allongée, plus ou moins laciniée et pubescente . L'étamine comprend un filet et une anthère basifixe à déhiscence longitudinale extrorse.

B.- Fleur femelle

La fleur femelle centrale unique , réduite au gynécée, est portée par un court pédoncule floral pubescent qui s'allonge et s'infléchit après la fécondation (*fig.9*). Au niveau de l'insertion du gynécée, le pédoncule s'épaissit



en un bourrelet assimilé à un périanthe rudimentaire.

Le gynécée (*fig.6* et *33*) est composé de trois carpelles hérissés de poils et connés par les ovaires et les styles , les stigmates libres sont bifides. Chaque loge ovarienne renferme un seul ovule anatrope épitrope pendant à raphé adaxial (*fig.11*).

Fig.11.-Coupe longitudinale du gynécée normal.

V.- FRUIT-GRAINE

Le fruit à épicarpe pubescent (*fig.6*) est une capsule tricoque à déhiscence septicide et loculicide. La graine (*fig.12*) comprend deux téguments, un tégument externe ou testa de consistance cornée et un tégument interne ou teg-



men membraneux , ainsi qu'un abondant albumen huileux entourant un petit embryon à radicule courte , à tigelle cylindrique épaisse , à cotylédons aplatis et charnus, à gemmule peu développée. Il n'y a pas de caroncule chez cette espèce.

Fig.12.- Graine normale.

EUPHORBIA LATHYRIS L.

I.- APPAREIL VEGETATIF

L'*Euphorbia Lathyris* L. est une plante ligneuse bisannuelle atteignant souvent 1m à 1,20m de hauteur .

Les feuilles caulinaires, sessiles, simples et entières , lancéolées , d'un vert glauque, sont opposées décussées ; la base est cordiforme, l'apex bidenté, la nervation est pennée camptodrome brachydrome (*fig.13*).

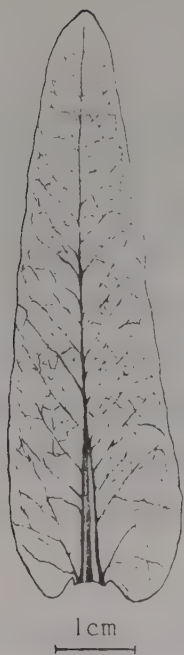


Fig. 13. - *Euphorbia Lathyris* L. - Feuille normale.

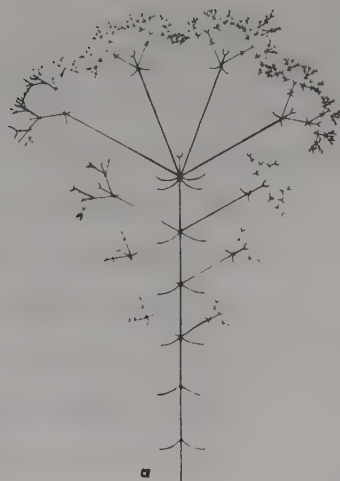


Fig. 14. - a, représentation schématique d'une inflorescence normale; b, ombelle à 4 rayons.

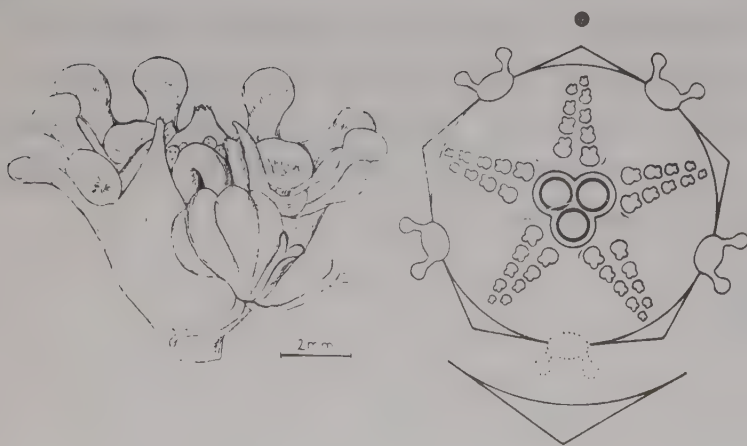


Fig. 15. - Cyathe normal à 4 glandes et son diagramme.



Fig. 16. - Cyathe normal ouvert montrant les fleurs mâles et la fleur femelle.

II.- INFLORESCENCE (INFLORESCENCE DE CYATHES)

L'axe principal se termine par une ombelle de 4 longs rayons (*fig.14*) opposés décussés axillés par 4 bractées identiques aux feuilles végétatives; chaque rayon de premier ordre se ramifie dichotomiquement plusieurs fois de suite, puis un seul des rayons de chaque dichasium se développe alternativement d'un côté ou de l'autre (cyme unipare scorpioïde de 2 à 5 rayons).

Les bractées dichasiales sont sessiles, simples et entières , cordiformes acuminées, bidentées à l'apex (*fig.37* ,p.48) .

Les feuilles supérieures de l'axe principal peuvent, comme chez l'*Euphorbia marginata* , axiller des rayons fertiles ramifiés dichotomiquement.

III.- CYATHE

Le cyathe (*fig.15,16*) est glabre; l'apex des bractées involucrales est finement dentelé , les glandes en croissant sont pourvues de deux courtes

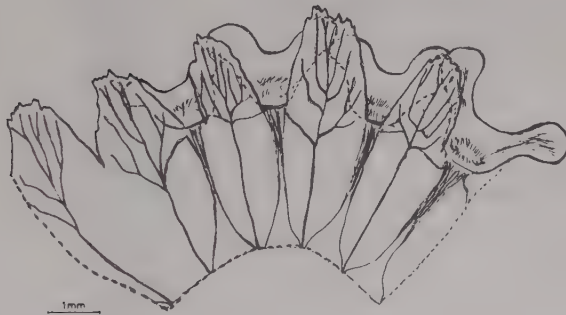


Fig.17.- Involucre d'un cyathe normal à 4 glandes.

cornes renflées et glanduleuses à leur extrémité .La vascularisation (*fig.17*) est sensiblement identique à celle de l'*Euphorbia marginata*, cependant le réseau bractéal est beaucoup moins important ; en général, une seule ramification de la nervure médiane se fusionne aux faisceaux glandulaires alors que les autres plus ou moins parallèles se terminent dans la zone apicale dentelée de la bractée involucrale.

IV.- FLEURS

A.- Fleurs mâles

Les cymes renferment généralement 9 fleurs mâles (*fig.15 ,16*), les 2 ou 3 fleurs les plus âgées sont seules pourvues d'une bractéole filiforme.

B.- Fleur femelle

Les trois carpelles du gynécée sont connés uniquement par les ovaires ; les styles et les stigmates bifides sont libres (*fig.15,16*).

V.- FRUIT- GRAINE



Fig.18

Le fruit est une volumineuse capsule pouvant atteindre jusqu'à 2 cm de diamètre , sa surface lisse est creusée de sillons profonds (6). La graine, brune, rugueuse, très grosse (5mm), est pourvue d'une volumineuse caroncule (fig.18) .

EUPHORBIA ESULA L.

I.- APPAREIL VEGETATIF



L'*Euphorbia Esula* L. est une plante vivace de 30 à 80 cm de hauteur, à tige souterraine rampante sur laquelle naissent des tiges aériennes dressées, herbacées, portant des rameaux végétatifs stériles puis des rameaux fertiles. Quarante à cinquante feuilles alternes, simples et entières, sessiles, glabres, lancéolées, sont insérées sur la tige selon l'indice phyllotaxique 2/5 . Le limbe, rétréci à la base, à marge entière ou quelquefois finement crénelée à l'apex, se termine par une courte pointe; la nervation est pennée camptodrome brachydodrome (fig.19).

Fig.19.- *Euphorbia Esula*.-Feuille normale.

II.- INFLORESCENCE (INFLORESCENCE DE CYATHES)

Chaque tige aérienne se termine par un cyathe unisexué mâle dont l'involucre est composé d'un nombre de bractées et de glandes en général plus élevé que dans un cyathe typique. Autour de ce cyathe, 8 à 12 bractées de forme elliptique, plus courtes que les feuilles végétatives, axillent 8 à 12 rayons d'une ombelle qui

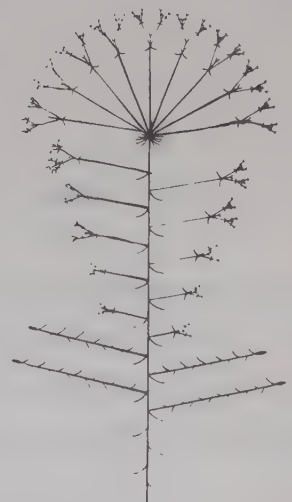


Fig.20.- Représentation schématique d'une inflorescence normale.

constitue l'inflorescence principale (*fig.20*). Chaque rayon de premier ordre, long de 8 à 10 cm et dépourvu de feuilles, se ramifie dichotomiquement 2 ou 3 fois de suite.

Sur l'axe principal, les feuilles supérieures (10 à 15) axillent des rayons latéraux fertiles terminés par un ou plusieurs dichasiums, les feuilles moyennes axillent des rayons végétatifs tandis que les feuilles inférieures sont stériles.

Les bractées dichasiales (*fig.21*) sont subtriangulaires, terminées par un court mucron ; la nervation est subpalmée.

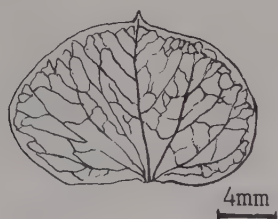


Fig.21.-Bractée dichasiale normale.

III.- CYATHE

L'apex, tronqué et plus ou moins émarginé des bractées involucreales, est

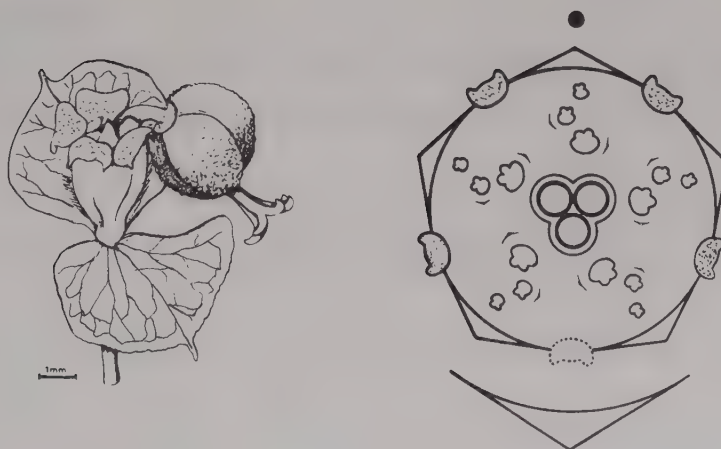


Fig.22.- Cyathe normal à 4 glandes et son diagramme.

pubescent; les glandes jaunes et charnues sont pourvues de deux courtes cornes postérieures (*fig.22* , *23*). Les marges adaxiales des bractées involucreales sont pubescentes. La vascularisation est très simplifiée ; les quelques ramifications de la nervure médiane se fusionnent aux faisceaux glandulaires (*fig.23*).

CHAPITRE II

HISTOLOGIE DES PLANTES NORMALES

I.- TIGE

EUPHORBIA MARGINATA PURSH (fig.24)

La section est cylindrique. Le cortex comprend l'épiderme formé de petites cellules régulières recouvertes d'une cuticule lisse (certaines cellules sont à l'origine de poils pluricellulaires droits au niveau desquels la cuticule



Fig.24.- Structure histologique de la tige normale.

est striée), 2 à 5 assises de collenchyme tangentiel selon l'âge de la tige et un parenchyme à méats (l'endoderme n'est pas différencié). Des vaisseaux laticifères vrais sont dispersés çà et là dans le parenchyme cortical mais localisés surtout autour des arcs péri-cycliques. Les faisceaux libéro-ligneux primaires chez la tige jeune, réunis plus tard en un anneau continu de formations secondaires, encerclent un parenchyme médullaire à méats. Dans les tiges adultes, se différencient des arcs de fibres péri-cycliques d'origine libérienne, celluloses ou sclérifiées selon l'âge de la tige.

EUPHORBIA LATHYRIS L.

Le cortex comprend de l'extérieur vers l'intérieur : un épiderme glabre, un collenchyme tangentiel puis un collenchyme angulaire (8 à 10 assises), un parenchyme à méats riche en amidon, un parenchyme lacuneux et à nouveau un parenchyme à méats. Dans le bois, certaines cellules renferment des sphéro-cristaux de malophosphate de calcium (GAUCHER, 61). La moelle est formée, à la périphérie, d'un parenchyme à méats (certaines cellules renferment soit des nodules, soit des faisceaux de cristaux de malophosphate de calcium), puis d'un parenchyme aérifère (grandes lacunes séparées par des files unisériées

de cellules arrondies) remplacé par une lacune centrale dans les tiges adultes.

EUPHORBIA ESULA L.

L'épiderme est formé de cellules régulières à parois tangentiellles internes épaissies (la cuticule est épaisse); les 2 ou 3 assises sous-jacentes sont collenchymateuses (collenchyme tangentiel) , le reste de l'écorce est formé d'un parenchyme à méats riche en amidon . La moelle des tiges jeunes est constituée d'un parenchyme aérifère typique , la partie centrale est remplacée par une lacune dans les tiges âgées et la zone périphérique est alors occupée par un parenchyme à méats riche en amidon dans lequel se remarquent parfois des îlots de cellules sclérifiées ; on y trouve aussi des cellules renfermant des nodules de malophosphate de calcium .

II.-FEUILLE

EUPHORBIA MARGINATA PURSH (*fig.2*)

Les épidermes abaxial et adaxial , formés de cellules rectangulaires à parois tangentiellles épaissies , sont recouverts d'une épaisse cuticule et pourvus parfois de poils simples pluricellulaires localisés surtout dans la région basale de la feuille . Les stomates , du type anomocytique ou type cellulaire irrégulier , se rencontrent sur les deux faces . Le mésophylle hétérogène asymétrique comprend une ou deux assises de parenchyme palissadique de part et d'autre d'un parenchyme lacuneux . A la base du limbe , la nervure principale est composée de trois faisceaux vasculaires qui s'anastomosent rapidement . Les laticifères sont présents en bordure des arcs pericycliques coiffant les faisceaux libéro-ligneux .

Au niveau des stipules (*fig.25*), l'épiderme subglandulaire est formé de petites cellules régulières (certaines sont plus ou moins subérifiées dans les stipules des feuilles adultes) ; au-dessous de l'épiderme , sont différenciées 3 , 4 ou 5 assises de cellules plus ou moins arrondies à gros noyau et à cytoplasme dense , 2 à 4 assises de cellules sclérifiées puis une zone de cellules allongées à grandes vacuoles , à l'intérieur de laquelle le tissu vasculaire est plus ou moins différencié (deux courts faisceaux libéro-ligneux à bois adaxial sont visibles) .

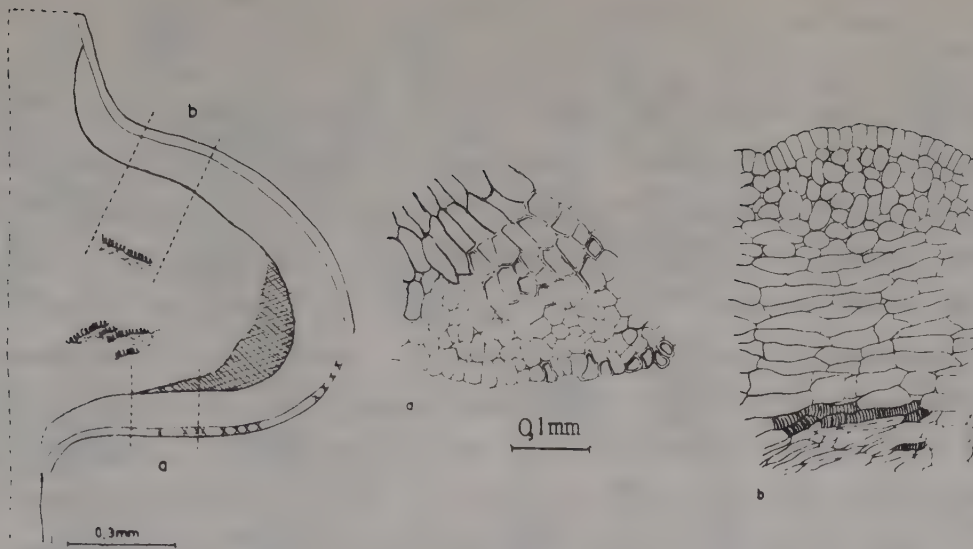


Fig.25.- Stipule : coupe longitudinale et détails histologiques (a et b).

EUPHORBIA LATHYRIS L.

La nervure médiane est formée, dans la région basale de trois faisceaux libéro-ligneux ; deux importantes nervures se détachent aussitôt des deux faisceaux latéraux. Le mésophylle hétérogène asymétrique est formé d'une assise de parenchyme palissadique et d'un très beau parenchyme lacuneux .

EUPHORBIA ESULA L.

Les faisceaux libéro-ligneux sont peu importants et les nervures sont très peu saillantes. Le mésophylle est hétérogène asymétrique (une assise de parenchyme palissadique et 4 ou 5 assises de parenchyme lacuneux).

III.- LE CYATHE

A.-Vascularisation du cyathe

EUPHORBIA MARGINATA PURSH (fig.26)

Des coupes transversales effectuées à différents niveaux dans un jeune cyathe nous permettent de décrire les principales étapes de son développement.

A la base du cyathe (1), le cylindre central comprend 10 faisceaux conducteurs : 5 gros faisceaux libéro-ligneux (F) destinés à l'involucre et aux cymes

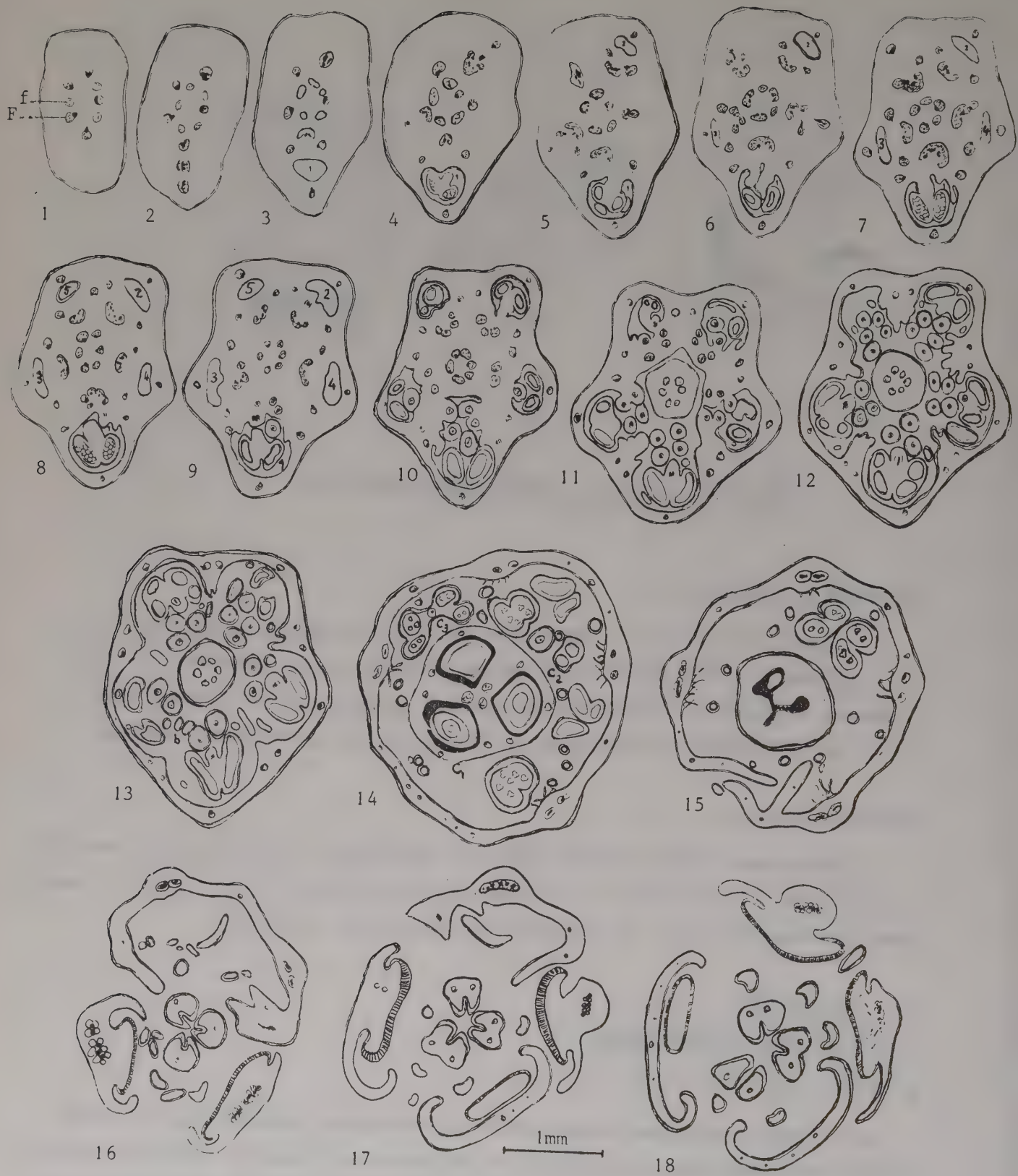


Fig. 26. - Voir explications dans le texte.

de fleurs mâles alternent avec 5 faisceaux plus petits (*f*) à l'état procambial , plus internes et destinés à la fleur femelle . Progressivement , les 5 faisceaux (*F*), dont les éléments conducteurs se multiplient , prennent une structure de stèle et se disposent dans le parenchyme cortical selon l'indice phyllotaxique 2/5 (2 , 3 et 4). L'organisation des stèles est immédiatement modifiée ; trois groupes d'éléments conducteurs , correspondant aux trois traces foliaires bractéales , se détachent dans la région abaxiale (périphérie du cortex) (2 et 3); le faisceau médian , qui correspond à la nervure principale de la bractée , rejoint aussitôt la zone sous-épidermique (mésophylle) tandis que la progression des deux faisceaux latéraux est liée à l'individualisation des marges des bractées . Une lacune se creuse , les autres apparaissent successivement (4 à 8). Simultanément , les éléments conducteurs, subsistant dans chaque stèle et destinés aux fleurs mâles , se multiplient radialement et se disposent en arc de cercle . Les faisceaux deviennent concentriques et s'individualisent au fur et à mesure de la différenciation centrifuge des fleurs mâles (9 et 10), puis les 5 lacunes fusionnent et forment la cavité involucrelle (11); le pédoncule de la fleur femelle, dans lequel les éléments conducteurs sont en partie différenciés , est alors libre au centre de l'urne (12 et 13) . Entre deux cymes adjacentes de fleurs mâles , les bractéoles (*b*) sont d'abord fusionnées au niveau des marges bractéales (12 et 13) , formant une sorte de cloison ("involucrelle partition" de J.HABER , 72) , puis elles s'individualisent ; l'urne involucrelle est alors constituée uniquement par la cohésion des 5 bractées adjacentes (14). La zone sous-glandulaire commence à se modifier (voir p. 40) tandis que les trois carpelles de la fleur femelle sont différenciés (leurs faisceaux libéro-ligneux sont encore à l'état procambial) . Dans la région supérieure du cyathe (15 , 16 , 17 et 18) l'urne se dialyse : les régions apicales des bractées se découpent en languettes , les glandes sont indépendantes , les stigmates sont bifides .

Dans un cyathe âgé (*fig. 27*), les faisceaux libéro-ligneux destinés à la fleur femelle et différenciés dès la base du cyathe , sont plus nombreux (8 à 10), les faisceaux destinés aux fleurs mâles également (15).

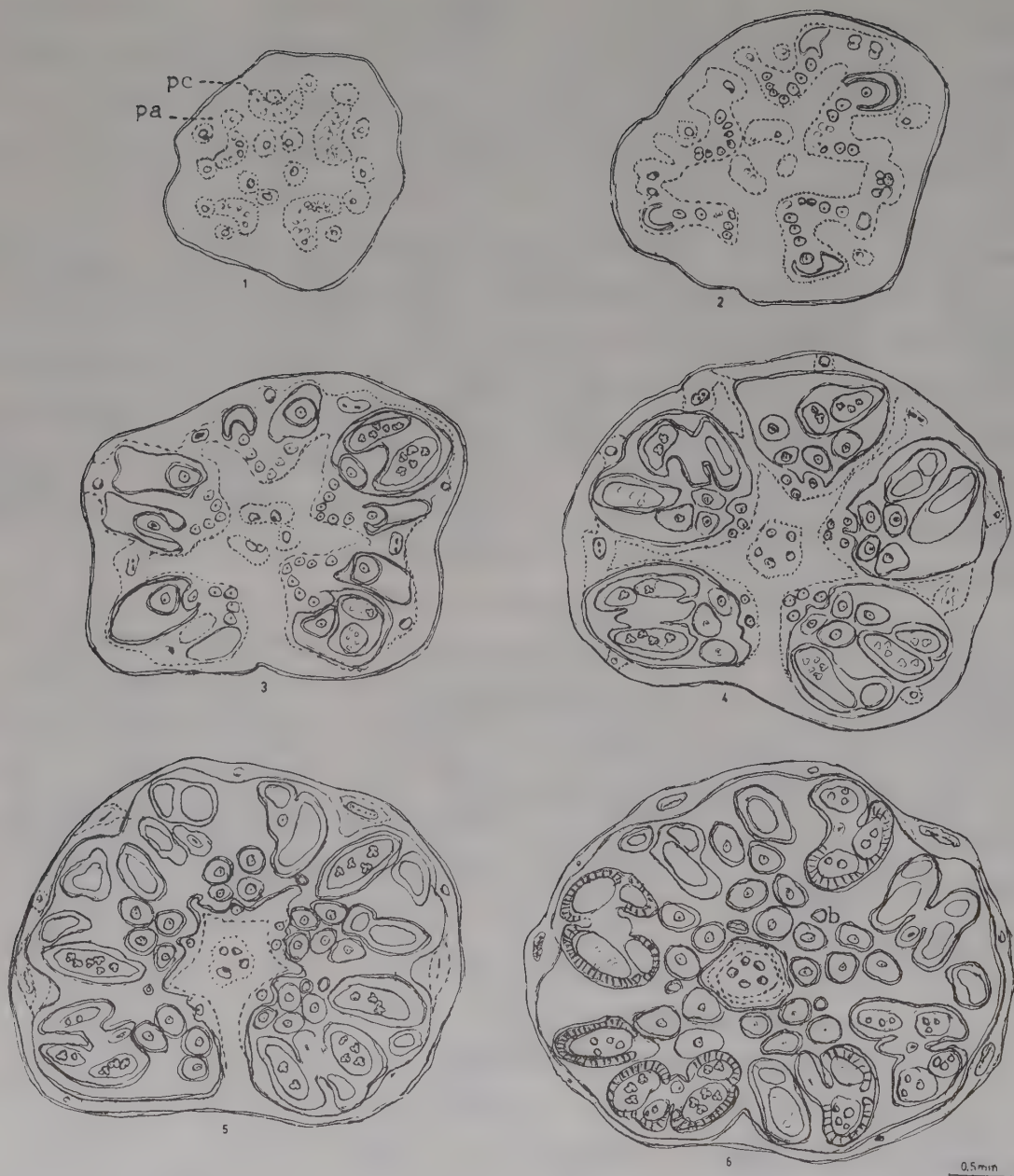


Fig.28.-*Euphorbia Lathyris* .-Voir expli-
cations dans le texte .



Fig. 27.- *Euphorbia marginata*. - Coupes transversales d'un cyathe âgé montrant la formation d'une cyme de fleurs mâles à l'aisselle d'une bractée involucrelle . Les numéros représentent l'ordre d'apparition des fleurs mâles ; b , bractéole .

EUPHORBIA LATHYRIS L. , *EUPHORBIA ESULA* L.

Les principales étapes du développement sont les mêmes que chez l'*Euphorbia marginata* , cependant quelques différences existent dans l'organisation vasculaire .

-*Euphorbia Lathyris* L. (fig. 28)

Un parenchyme aérifère (*pa*) formé de grandes lacunes , réunit tous les faisceaux libéro-ligneux entourés eux-mêmes d'un parenchyme à petites cellules (*pc*) (1 et 2) . Lorsque les lacunes involucrelles se creusent , les bractées adhèrent encore à la zone centrale par leur région médiane puis

elles s'individualisent (3 et 4). Généralement , seules les deux ou trois fleurs mâles les plus âgées sont pourvues d'une bractéole (5 et 6).

Euphorbia Esula L. (fig. 29)

L'organisation vasculaire est simplifiée par suite de la réduction du

nombre des fleurs mâles (3 à 5) . La zone centrale destinée à la fleur femelle est parcourue par 3 à 5 faisceaux libéro-ligneux . Les bractéoles , peu nombreuses , accompagnent les deux fleurs mâles les plus âgées , parfois la plus âgée seulement .

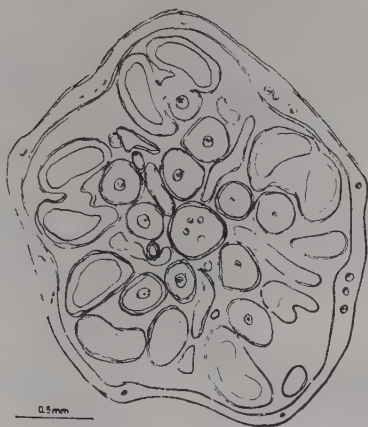


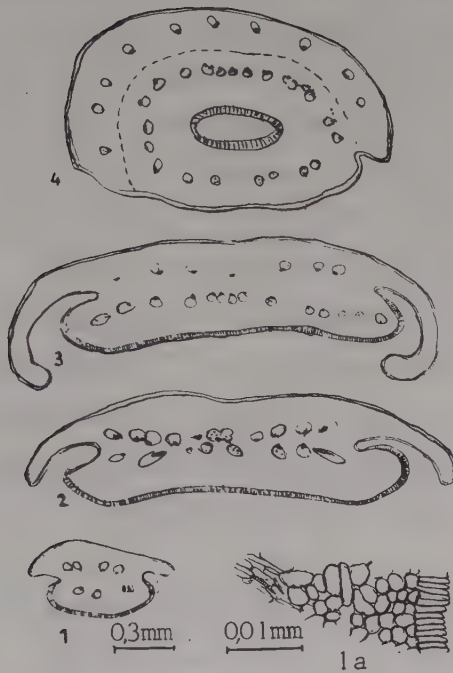
Fig.29.-Coupe transversale d'un cyathe (région moyenne de l'involucre); b, bractéole .

B.-Involucre

EUPHORBIA MARGINATA PURSH

Les épidermes adaxial et abaxial de l'urne involucrelle sont pourvus de poils pluricellulaires droits particulièrement abondants sur les marges adaxiales des bractées . Le mésophylle , formé d'un parenchyme chlorophyllien homogène , est peu développé ; il est plus épais au niveau des zones sous-glandulaires mais les chloroplastes y sont moins nombreux .

La base de l'involucre est irriguée par 5 faisceaux libéro-ligneux principaux (xylème adaxial) correspondant aux nervures médianes des bractées et par 10 faisceaux marginaux plus petits (fig.26₁₂) . Dans la région supérieure , les faisceaux marginaux se ramifient et s'organisent en une structure subconcentrique : de petits massifs de liber primaire se répartissent autour d'une zone centrale formée d'ilôts ligneux . Lorsque la région apicale des bractées s'individualise , la base des glandes s'accroît en épaisseur (fig.30), les faisceaux libéro-ligneux se dédoublent et se disposent en deux lames dorsi-ventrales (structure de feuille diplophylle) puis les faisceaux de la lame ventrale se ramifient abondamment (1 , 2 et 3) et se répartissent peu à peu autour d'une zone parenchymateuse (4) . L'ensemble prend une



lucre mesure 2 mm (1), 4 mm (2,3) , 6 mm (4) ; 1a, détail de l'épiderme glandulaire.

structure scyphiée , le bois tourné vers la périphérie de la glande. L'organisation de la glande commence à se préciser. L'appendice pétaloïde dorsal, en voie de différenciation, est irrigué par les faisceaux dorsaux à bois adaxial (lame dorsi-ventrale). La zone centrale non vascularisée est glandulaire (cellules palissadiques de l'épiderme). Autour de cette zone, les faisceaux vasculaires se réduisent progressivement à quelques îlots libériens (4). A ce moment, l'appendice s'individualise.

Fig.30.-Structure histologique de glandes à différents stades de leur développement : glande d'un cyathe dont l'involucre mesure 2 mm (1), 4 mm (2,3) , 6 mm (4) ; 1a, détail de l'épiderme glandulaire.

On peut résumer la structure histologique de la glande de la façon suivante (fig.31) :

- une zone parenchymateuse abondamment vascularisée et parcourue par quelques vaisseaux laticifères ,
- une zone parenchymateuse non vascularisée, dépourvue de vaisseaux laticifères, limitée par un épiderme glandulaire formé de hautes cellules prismatiques perpendiculaires à la surface et recouvertes d'une épaisse cuticule striée.



Fig.31.- Coupes longitudinales de glandes à différents stades de leur développement : glande d'un cyathe dont l'involucre mesure 2 mm (1), 4 mm (2) et 5 mm (3).

Les languettes des bractées involucreales sont parenchymateuses ; leur épiderme légèrement papilleux est recouvert d'une cuticule striée.

EUPHORBIA LATHYRIS L. (fig.17 , 28)

Les deux épidermes sont glabres. La région de l'involucre, correspondant au sinus dépourvu de glande, n'est pas vascularisée et les nervures médianes des bractées n'émettent aucun troncvasculaire du côté du sinus. Au niveau de chaque bractée, des nervures secondaires se détachent seulement dans la région apicale et les deux premières contribuent à la vascularisation des glandes.

Sous la glande, les faisceaux vasculaires marginaux des bractées adjacentes se ramifient abondamment et l'ensemble prend une structure scyphiée puis, comme chez l'*Euphorbia marginata*, la vascularisation se termine sous les cellules glandulaires prismatiques ; auparavant, deux faisceaux latéraux destinés aux cornes postérieures des glandes se détachent de l'anneau vasculaire, se ramifient et se terminent, là encore, sous les cellules glandulaires.

EUPHORBIA ESULA L. (fig. 23 , 29)

L'épiderme abaxial est formé de cellules irrégulières, l'épiderme adaxial de grandes cellules allongées tangentiellement ; ils sont pubescents au niveau des marges des bractées adjacentes sous les glandes (côté adaxial) et dans la partie apicale (côtés adaxial et abaxial).

Les nervures secondaires différenciées dans la région apicale des bractées sont toutes destinées aux glandes. Il n'y a aucune vascularisation au niveau du sinus dépourvu de glande. L'irrigation des glandes est la même que chez l'*Euphorbia Lathyris*.

C.-Fleurs mâles

La structure est sensiblement identique chez les trois espèces étudiées (fig.27,28,29) : pédoncule floral et filet cylindriques de nature, parenchymateuse sont recouverts d'un épiderme papilleux à cuticule lisse dans les fleurs jeunes, striée dans les fleurs âgées (un faisceau vasculaire de structure concentrique les parcourt ainsi que le connectif). Au niveau des sacs polliniques (fig.32), les cellules épidermiques sont très aplaties sauf dans la région du stomium, l'assise sous-épidermique est formée de cellules à parois radiales lignifiées (assise mécanique).

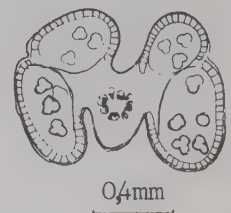


Fig.32.-*Euphorbia marginata*.-Structure histologique d'une anthère normale(fleur âgée).

D.- Fleur femelle

EUPHORBIA MARGINATA PURSH (fig. 33)

La structure anatomique du pédoncule floral est caulinaire : faisceaux libéro-ligneux peu nombreux à bois endarche. Dans la région ovarienne (1),

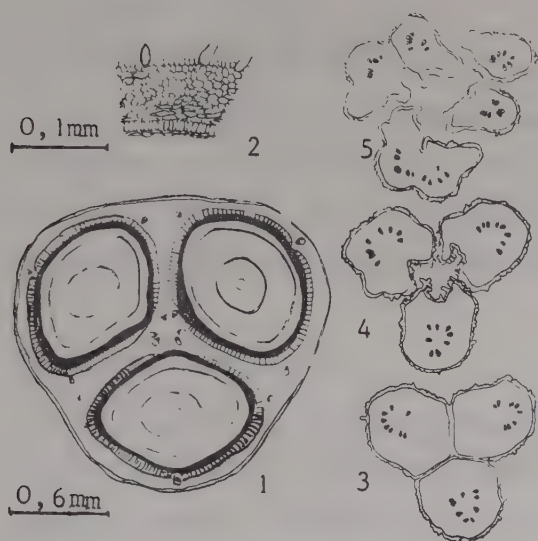


Fig. 33.- Structure histologique du gynécée : 1, ovaires ; 2, détail de la paroi ovarienne ; 3, 4, 5, styles et stigmates.

entre l'épiderme abaxial pubescent et l'épiderme adaxial formé de 2 assises de cellules aplaties tangentielle-ment, le mésophylle parenchymateux est hétérogène : sous l'épiderme abaxial, 5 à 8 assises de cellules arrondies séparées par des méats, puis 4 ou 5 assises de cellules étirées et aplaties tangentielle-ment, enfin une assise de hautes cellules prismatiques (2). Au niveau de chaque ovaire, un faisceau vasculaire important correspond à la nervure médiane du carpelle, deux autres faisceaux latéraux marquent la ligne de suture des ovaires et, au niveau de la colonne placentaire issue

de la cohérence des marges ovariennes, trois groupes de faisceaux libéro-ligneux correspondent aux nervures marginales des feuilles carpellaires. Les styles (3 , 4) sont parcourues par un arc vasculaire qui se divise ensuite en deux tronçons destinés aux branches stigmatiques (5) . Les épidermes sont très papilleux et la cuticule striée ; les tissus parenchymateux sont riches en amidon (" tissu conducteur " de K. ESAU , 57).

EUPHORBIA LATHYRIS L.

Les cellules de l'épiderme abaxial se prolongent en courtes papilles . Le mésophylle parenchymateux est très épais et renferme de nombreux vaisseaux laticifères périphériques. Les faisceaux vasculaires sont localisés dans la région interne.

EUPHORBIA ESULA L.

Les épidermes sont glabres, l'épiderme abaxial recouvre de place en place de petits mamelons cellulaires parenchymateux qui correspondent aux tubercules du péricarpe.

IV.- FRUIT

EUPHORBIA MARGINATA PURSH

Entre l'épicarpe et l'endocarpe pubescents , le mésocarpe parenchymateux présente une couche interne de très grandes cellules palissadiques sclérifiées. Les très nombreux poils pluricellulaires sont longs et fins au niveau de l'épicarpe, plus courts, trapus et recourbés à leur extrémité au niveau de l'endocarpe.

EUPHORBIA LATHYRIS L.

L'épicarpe est glabre. Le mésocarpe, très épais , est constitué vers l'extérieur d'un abondant parenchyme aërifère et vers l'intérieur d'une assise de très grandes cellules prismatiques sclérifiées . L'endocarpe est pourvu de poils unicellulaires genouillés .

EUPHORBIA ESULA L.

L'épicarpe à fins tubercules et l'endocarpe sont glabres .

V.- GRAINE

On retrouve la même organisation chez les trois espèces étudiées .

Le tégument externe , ou testa , épais et dur , comprend quelques assises de cellules parenchymateuses et une assise de hautes cellules prismatiques très sclérifiées . Le tégument interne , ou tegmen , membraneux , est formé de quelques assises de cellules parenchymateuses .

T R O I S I E M E P A R T I E

CHAPITRE PREMIER

ANOMALIES DE L'APPAREIL VEGETATIF

Les anomalies de l'appareil végétatif intéressent les axes et surtout les organes foliaires (feuilles végétatives et bractées d'inflorescence).

I.- AXES

Nous avons observé des modifications intéressant soit l'élongation des axes, soit leur fasciation.

A.- Modifications de l'élongation

Ces modifications sont de deux sortes : inhibition ou excitation de la croissance.

1.- INHIBITION DE CROISSANCE

Chez l'*Euphorbia marginata*, sous l'influence de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique, ce phénomène généralement peu fréquent au niveau de l'axe principal affecte davantage les rayons fertiles de divers ordres (fig. 55, 56, p. 65). Cette inhibition de croissance s'accompagne parfois, lorsqu'elle est irrégulière, d'une torsion des axes.

Chez l'*Euphorbia Esula* parasitée par les écidies de l'*Uromyces pisi*, il n'y a généralement pas de ramification de l'axe principal : il reste grêle, végétatif, les feuilles réduites deviennent presque succulentes.

2.- EXCITATION DE CROISSANCE

Chez l'*Euphorbia marginata* et l'*Euphorbia Lathyris*, à la suite de perturbations du rythme photopériodique, les plantes très grêles sont atteintes de gigantisme (élongation des axes principaux et des rayons fertiles de premier ordre).

B.- Fasciations

Des connations d'axes de divers ordres peuvent apparaître spontanément ou sous l'action du 2,4-D chez l'*Euphorbia marginata* et l'*Euphorbia Lathyris* (fig. 59, p. 68).

II.- ORGANES FOLIAIRES

Nous citerons la réduction du limbe, sa métamérisation, la production d'excroissances foliaires, l'acquisition de caractères involucraux, la formation de gamophyllomes au niveau des feuilles végétatives et des bractées d'inflorescence.

A.- Réduction du limbe

L'inhibition de croissance peut être asymétrique (*Euphorbia marginata* et *Euphorbia Esula*) ou symétrique (*Euphorbia marginata*) et dans ce dernier cas, la feuille est " pétiolée ".

1.- INHIBITION DE CROISSANCE ASYMETRIQUE

EUPHORBIA MARGINATA

Figure 34,1.- La partie gauche du limbe subsiste seule. La nervure médiane, formée de trois faisceaux vasculaires, est l'origine d'un réseau "subpalmé".

EUPHORBIA ESULA

Figure 34,2.- La partie gauche du limbe est réduite seulement dans la région basale.

Figure 34,3.- Entre un lobe basal et une région apicale presque normale, la partie droite du limbe subsiste sous forme d'une étroite lame foliacée très peu vascularisée.

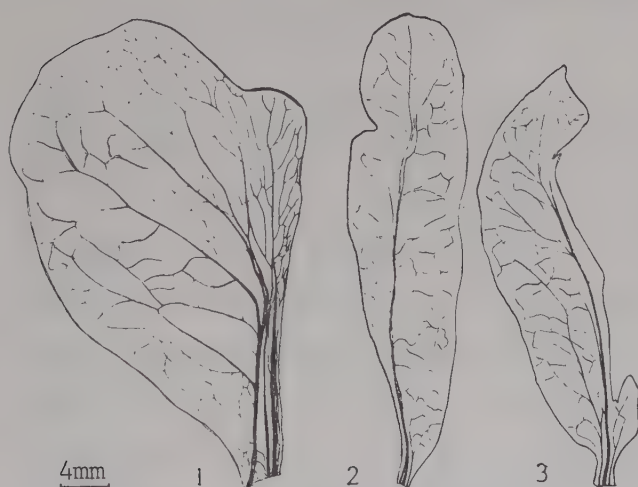


Fig. 34.- 1, *Euphorbia marginata* ; 2, 3 , *Euphorbia Esula*.

2.- FORMATION D'UNE FEUILLE "PETIOLEE" CHEZ L' *EUPHORBIA MARGINATA*

Figure 35,1.- Dans la région basale, le limbe se réduit (la nervure principale subsiste seule) et s'atténue en un court pétiole. A ce niveau , les trois faisceaux libéro-ligneux sont désorganisés (a) : l'arc vasculaire, par suite d'un développement exagéré des tissus conducteurs (b) , donne naissance à

un nodule libéro-ligneux à bois central (c) .Les nervures latérales s'anastomosent en un réseau étiré dans le sens longitudinal (l'angle de départ des nervures est beaucoup moins ouvert que dans une feuille normale), la nervation devient acrodrome.

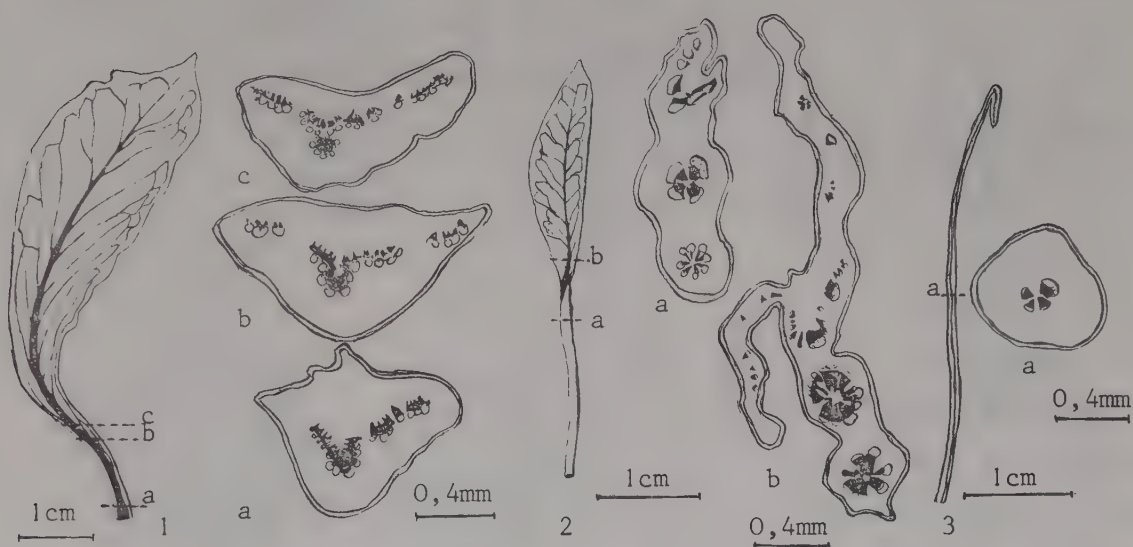


Fig. 35.- *Euphorbia marginata*. - Voir explications dans le texte.

Figure 35,2.- La feuille est munie d'un long pétiole irrigué par deux faisceaux libéro-ligneux concentriques abaxiaux et par un troisième, en forme de V, ouvert du côté de la face adaxiale légèrement échancrée (a). Au niveau du limbe, les deux faisceaux concentriques subsistent dans la nervure médiane alors que le troisième, adaxial, se dissocie dans le parenchyme foliaire pour former les nervures secondaires (b) .

Figure 35,3.- Cette feuille rudimentaire est un cas extrême de réduction ; seule subsiste une petite lame foliacée à l'extrémité d'un très long pétiole irrigué par un cordon vasculaire qui tend à prendre une structure caulinaires (a) .

B.- Métamérisation

La lobation plus ou moins accentuée du limbe aboutit à sa métamérisation. La segmentation peut être longitudinale ou transversale ; dans ce dernier cas, elle est bipartite, parfois pluripartite.

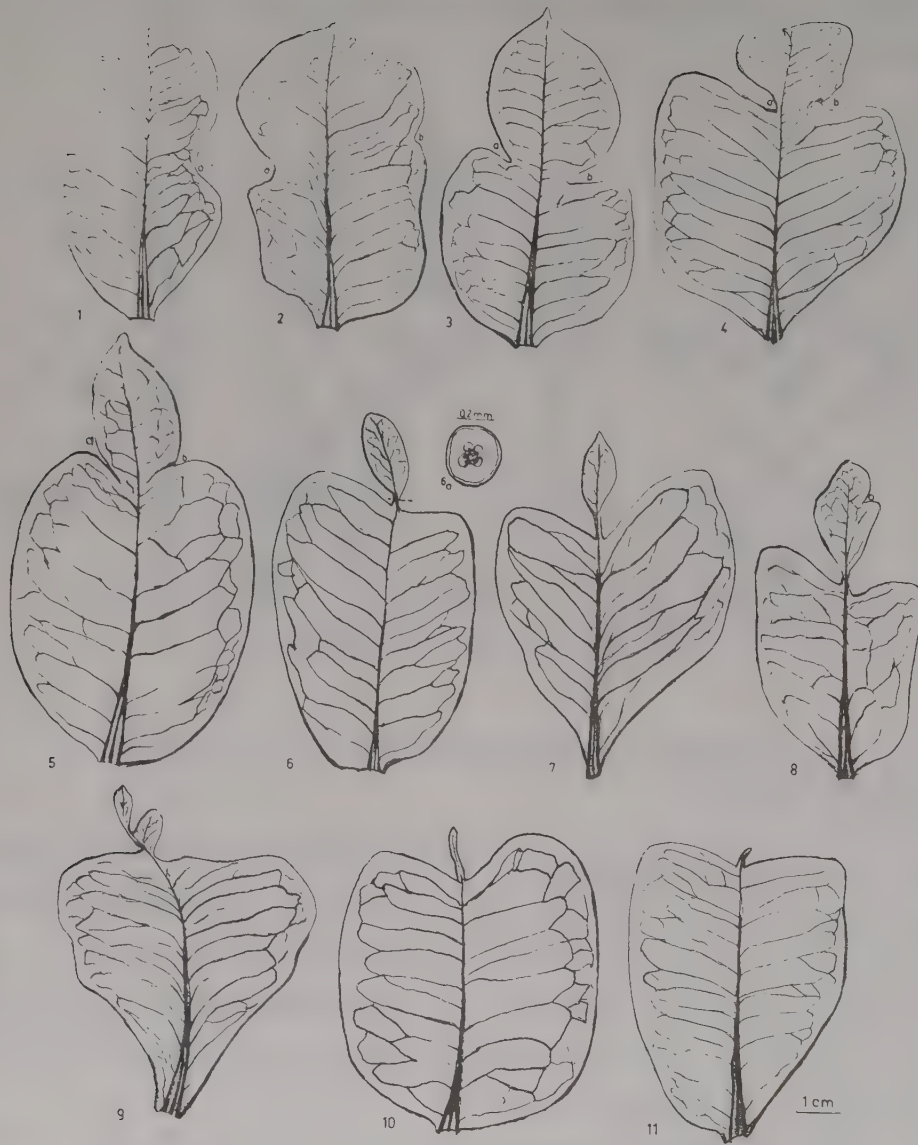


Fig.36.-*Euphorbia marginata*.-Voir explications dans le texte .

1.- SEGMENTATION TRANSVERSALE

A.- SEGMENTATION TRANSVERSALE BIPARTITE

La position du segment apical par rapport au segment principal est terminale ou subterminale abaxiale.

a.- Segment apical en position terminale

La partie apicale prend l'aspect d'une foliole terminale, le limbe étant interrompu sur une longueur variable (*fig.36,1 à 7, fig.37*). Parfois le limbe foliolaire est lui-même lobé ou réduit à un appendice cylindrique vascularisé (*fig.36,8 à 11*).

Nous étudierons quelques exemples de métamérisation des feuilles végétatives de l'*Euphorbia marginata* et de l'*Euphorbia Esula*, et des bractées de l'*Euphorbia Lathyris*.



Fig.37.- *Euphorbia Lathyris*.- 1, bractée normale ; 2 à 5, différents stades de la segmentation transversale bipartite du limbe d'une bractée.

Figures 36,1 ,37,2,3 ,38,1.- Le limbe dont l'échancrure (a) est plus ou moins accentuée peut être marqué par une inhibition de croissance en longueur plus ou moins importante (*fig.38,1*).

Figures 36,2,3 ,37,4.- Le limbe présente deux échancrures (a) et (b) :

Figures 36,4,5,37,5,38,2.- Un segment terminal s'isole par une lobation plus accentuée du limbe en deux points (a) et (b).

Figure 36,6.- Une foliole terminale est individualisée : le limbe de la feuille est interrompu sur 2 mm et la vascularisation tend à devenir caulinaires (a) .

Figure 36,7.- Le "rachis" de la foliole est plus long que précédemment.

Figure 36,8.- Le segment terminal est échancré en (a) .

Figure 36,9.- Une échancrure profonde atteint la nervure médiane et divise la foliole terminale en deux lobes superposés.

Figure 36,10.- Le segment apical est réduit à un appendice allongé, cylindrique, de structure caulinaires, légèrement scyphié à son extrémité.

Figure 36,11.- Le segment apical est réduit à un très court appendice filiforme vascularisé.

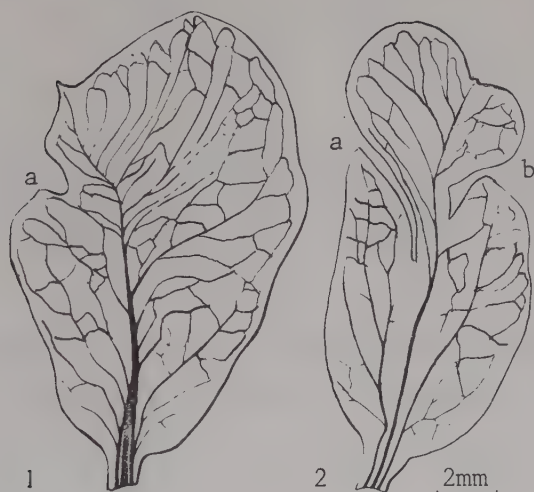


Fig. 38.- *Euphorbia Esula*.- Segmentation transversale du limbe d'une feuille.

b.- Segment apical en position subterminale abaxiale

Chez l'*Euphorbia marginata*, des phénomènes de croissance différentielle ont pour conséquence une "déviation" plus ou moins importante du segment terminal (foliole) vers la face abaxiale du segment principal. Une inhibition de croissance apicale accompagne généralement la formation de la foliole tandis que les parties latérales du segment principal poursuivent leur croissance. Le limbe de ces segments "dévies" est souvent pelté ou scyphié, parfois réduit à un appendice filiforme vascularisé. Le limbe principal peut être plan (fig. 39) ou s'invaginer en une sorte de "capuchon" (fig. 40).

Figure 39,1.- Le "rachis" terminé par une foliole apicale prolonge, sur la face abaxiale, la nervure médiane du limbe principal. Les faisceaux libéro-ligneux se poursuivent dans le "rachis" dont la structure vasculaire est subcaulinaires.

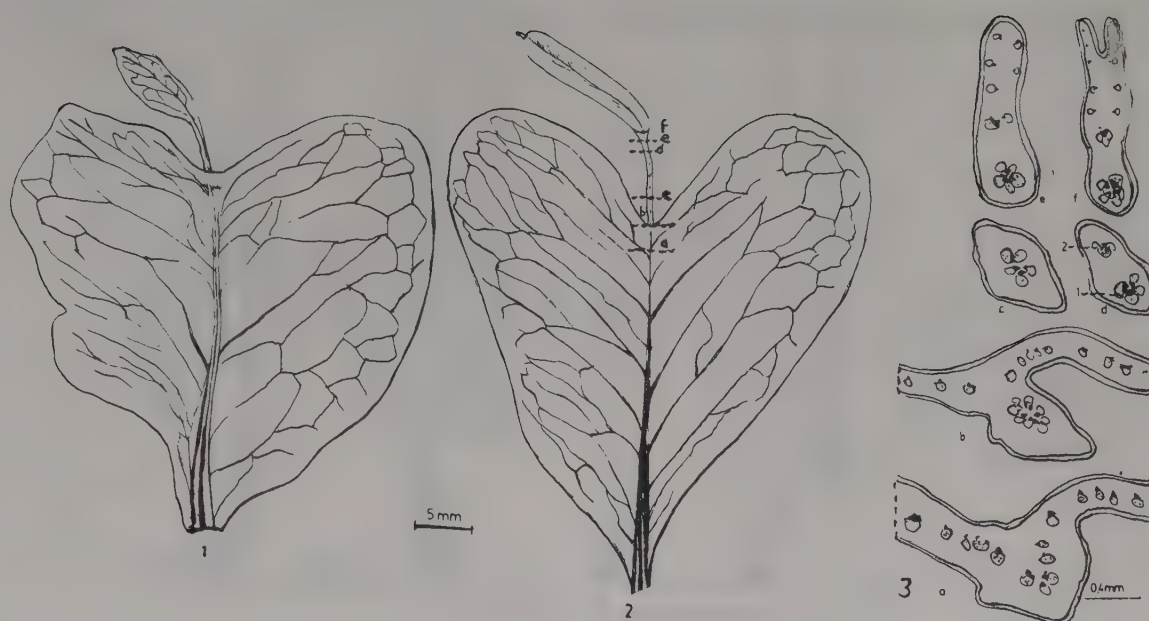


Fig.39.-*Euphorbia marginata*. - Feuilles . 1 , 2 , segment apical en position subterminale abaxiale (limbe principal plan) ; 3 , structure histologique de la feuille 2 .

Figure 39 , 2 , 3 .- Le "rachis" se différencie de la même façon que dans l'exemple précédent et sa structure est identique (*a* , *b* , *c*). A son extrémité distale , la partie adaxiale du segment apical croît en direction acropète formant une ébauche de feuille peltée ; le cylindre central se divise alors en deux faisceaux concentriques 1 et 2 (*d*) , puis la formation du limbe s'accompagne de la dissociation du faisceau 2 (*e* , *f*) , la structure devient dorsi-ventrale . Cependant , le faisceau 1 , toujours concentrique , continue sa course dans la foliole et se termine dans un court appendice cylindrique subterminal abaxial .

Figure 40 , 1 .- Une lame foliacée , peltée , étroite et allongée , termine un " rachis " abaxial , de structure vasculaire subcaulinaire , différencié au fond d'une sorte de "capuchon", dans la région supérieure du limbe .

Figure 40 , 2 .- Le "capuchon" est plus développé que dans l'exemple précédent , une véritable scyphie prolonge le "rachis" .

Figure 40 , 3 .- Le "rachis" très long se termine par une scyphie réduite.

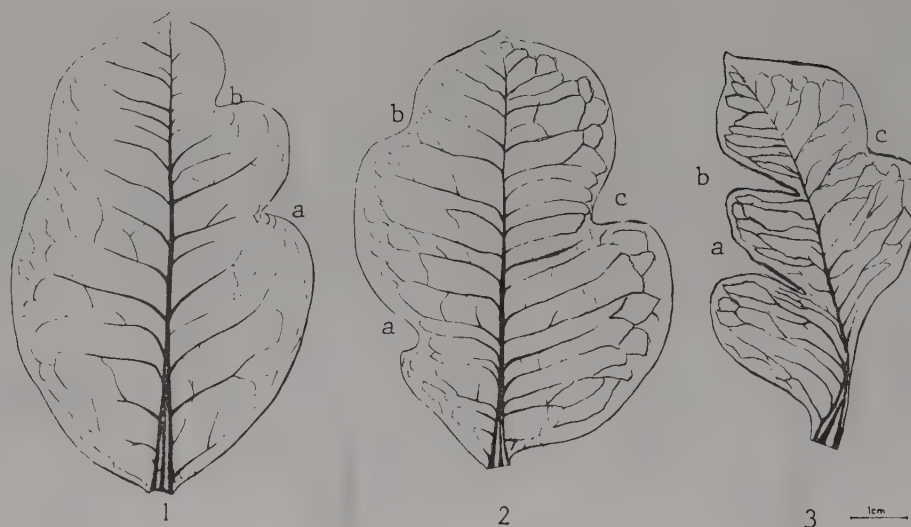


Fig.41.-*Euphorbia marginata*.-Feuilles . Segmentation transversale pluripartite .

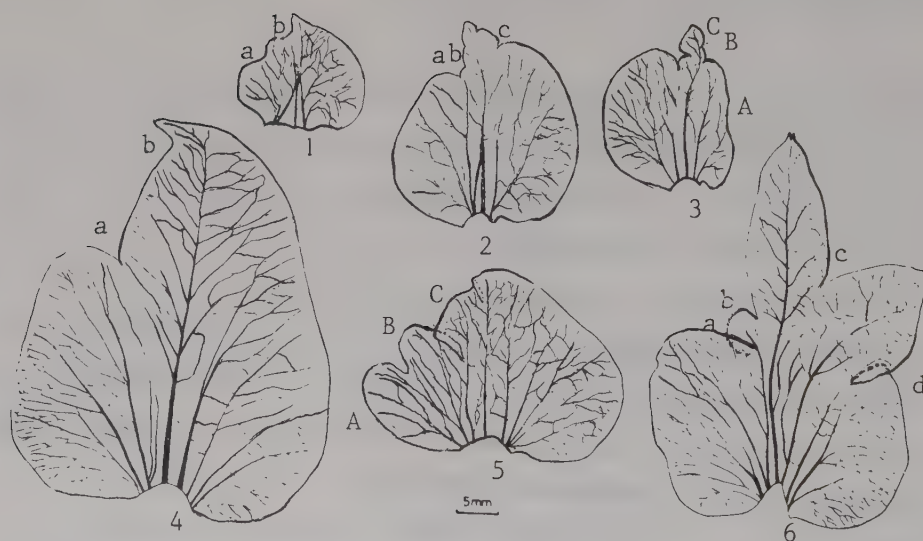


Fig.42.-*Euphorbia Lathyris*.-Bractées . Segmentation transversale pluripartite : le terme ultime est représenté par un limbe palmatilobé .

Figure 40, 4 .- Il ne subsiste plus qu'un appendice filiforme abaxial vascularisé.

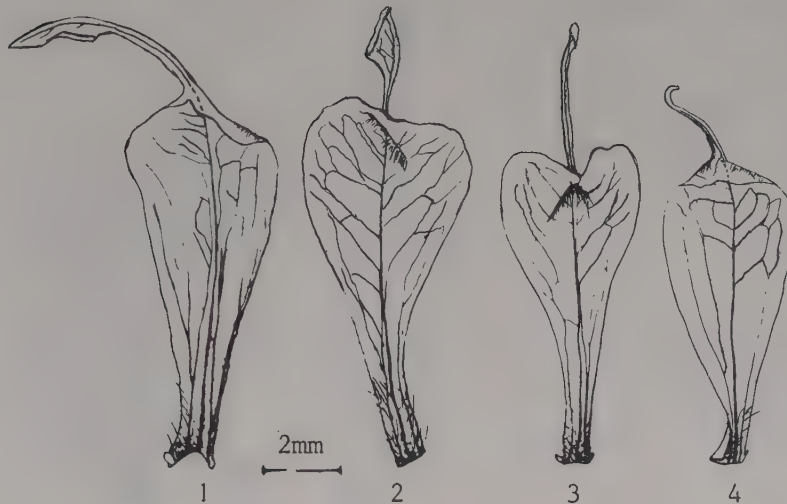


Fig. 40.- *Euphorbia marginata* .-Bractées. Segment apical en position subterminale abaxiale (limbe principal invaginé).

B.- SEGMENTATION TRANSVERSALE PLURIPARTITE

Figure 41 (*Euphorbia marginata* ,feuilles).- 1.- Deux échancrures (*a*) et (*b*) apparaissent d'un même côté du limbe. 2.- Les indentations sont bilatérales (*a* , *b* , *c*) .3.- Les indentations (*a* , *b* , *c*) sont plus profondes que dans les exemples précédents , la feuille est pennatilobée d'un côté, et pennatipartite de l'autre.

Figure 42 (*Euphorbia Lathyris* ,bractées).- Au niveau des bractées de l'inflorescence , une lobation latérale peut se manifester ; le terme ultime est représenté par un limbe palmatilobé. 1.- Le limbe présente deux échancrures unilatérales (*a*) et (*b*) .2.- Deux échancrures (*b*) et (*c*) tendent à isoler un segment apical , une troisième apparaît en (*a*) .3.- Au-dessus du " segment " principal A , quatre échancrures délimitent deux segments superposés B et C . 4.- Le limbe présente deux échancrures du même côté , l'une dans la région apicale (*b*) , l'autre dans la région moyenne (*a*) .-5.-Trois lobes A,B,C,apparaissent d'un même côté du limbe. 6.- Ce limbe palmatilobé à nervation "subpalmée" est dû à la présence de quatre échancrures (*a*,*b*,*c*,*d*).

Figure 43 (*Euphorbia Esula* ,feuilles végétatives).- 1.- Dans la région basale , une profonde échancrure (*a*) isole un lobe foliaire ; dans la région moyenne,le limbe,très réduit à droite,est légèrement échancré (*f*) ;dans la

région apicale , deux échancrures (*b*) et (*e*) isolent un segment lobé en

(*c*) et (*d*) . 2.- La partie gauche du limbe est réduite à une étroite lame foliacée , la partie droite également réduite dans la moitié supérieure est profondément échancrée en (*b*) , moins échancrée en (*a*) et (*c*) .

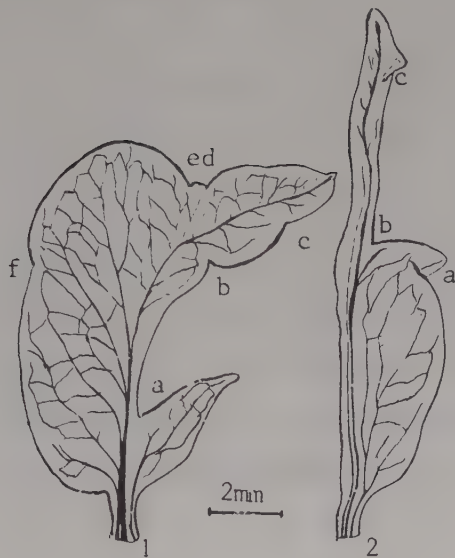


Fig.43.-*Euphorbia Esula*.-Feuilles . Segmentation transversale pluripartite .

2.- SEGMENTATION LONGITUDINALE CHEZ L'*EUPHORBIA LATHYRIS* ET L'*EUPHORBIA MARGINATA*

Figure 44.-Par croissance différentielle entre les régions apicale et marginales , le limbe peut être du type émarginé (1 , 4) , bilobé si l'inhibition

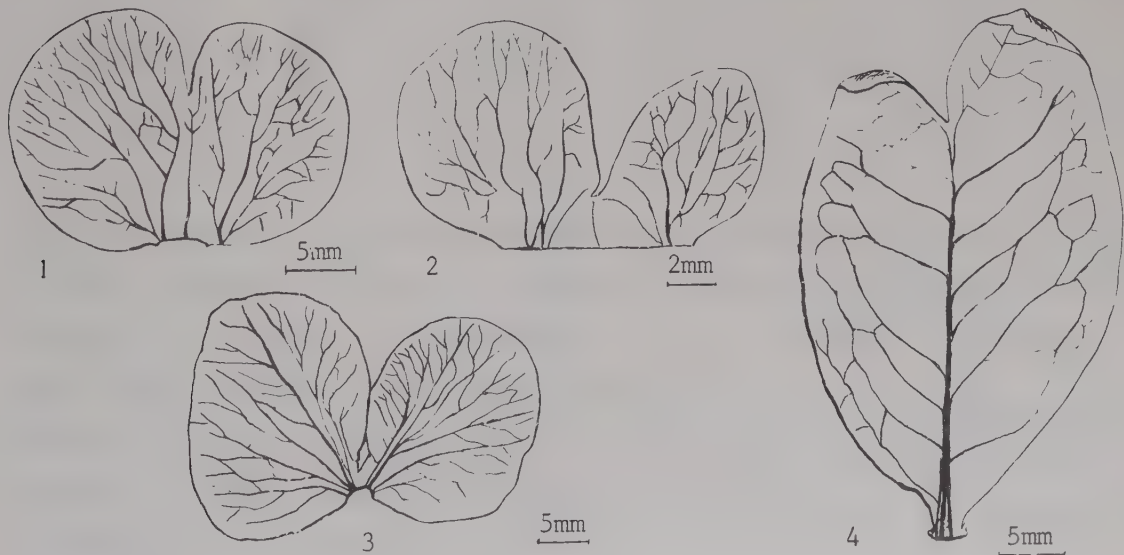


Fig.44.-*Euphorbia Lathyris* (bractées) 1,2,3;*Euphorbia marginata* (feuille) 4.Segmentation longitudinale bipartite .

de croissance apicale est plus intense (2) ou bipartite lorsque l'inhibition est totale (3) .

Ces phénomènes de réduction et de métamérisation , induits expérimentalement chez l'*Euphorbia marginata* et l'*Euphorbia Lathyris* , sont à rapprocher des morphoses observées chez le *Codiaeum variegatum* var. *appendiculatum* où est apparue , par mutations de gènes , une hétérophylle caractérisée par la métamérisation du limbe en deux ou trois articles superposés , réunis entre eux par la nervure principale formant un "rachis" .

Figure 45 , 1.- La feuille , normale , entière , lancéolée , pourvue d'un court pétiole , est terminée ou non par un appendice vascularisé naissant dans la région subterminale de la nervure principale sur sa face adaxiale .



Fig.45.-*Codiaeum variegatum* var.*appendiculatum*.-1,feuille normale ;2 à 7 ,métamérisation du limbe.

Figure 45, 2.-L'inhibition de croissance peut être irrégulière : un rudiment de limbe subsiste le long de la nervure principale ; les faisceaux libéro-ligneux se disposent en arc de cercle (a) ; le métamère supérieur se termine par un appendice vascularisé adaxial .

Figure 45, 3.-La nervure principale seule assure la continuité entre les deux portions du limbe formant le "rachis" ; sa structure est alors presque caulinaire (a) . A ce niveau , on note une faible torsion du "rachis" légèrement pubescent .

Figure 45, 4.-Deux segments peltés sont isolés l'un de l'autre par un "rachis" long de 1,5 cm .

Figure 45, 5.-L'appendice adaxial du segment subterminal se prolonge par une portion de limbe très rudimentaire , origine d'un troisième segment .
Figure 45, 6., 7 .- Ces feuilles sont composées de trois métamères peltés bien développés .

C.- Excroissances

Nous avons observé des excroissances foliaires adaxiales et abaxiales différenciées à la surface des limbes .

1.- EXCROISSANCES ADAXIALES

Le long de la nervure médiane ou d'une nervure latérale , sur la face adaxiale de certains limbes (feuilles chez l'*Euphorbia marginata* et bractées chez l'*Euphorbia Lathyris*),des expansions foliacées ("émergences névronastiques" de VUILLEMIN ,133) en forme de lame ou de cornet présentent un caractère diplophylle .

A.- EXCROISSANCES LAMINAIRES CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA

Figure 46 ,1.- Dans la région basale de ce limbe lobé , un repli foliacé

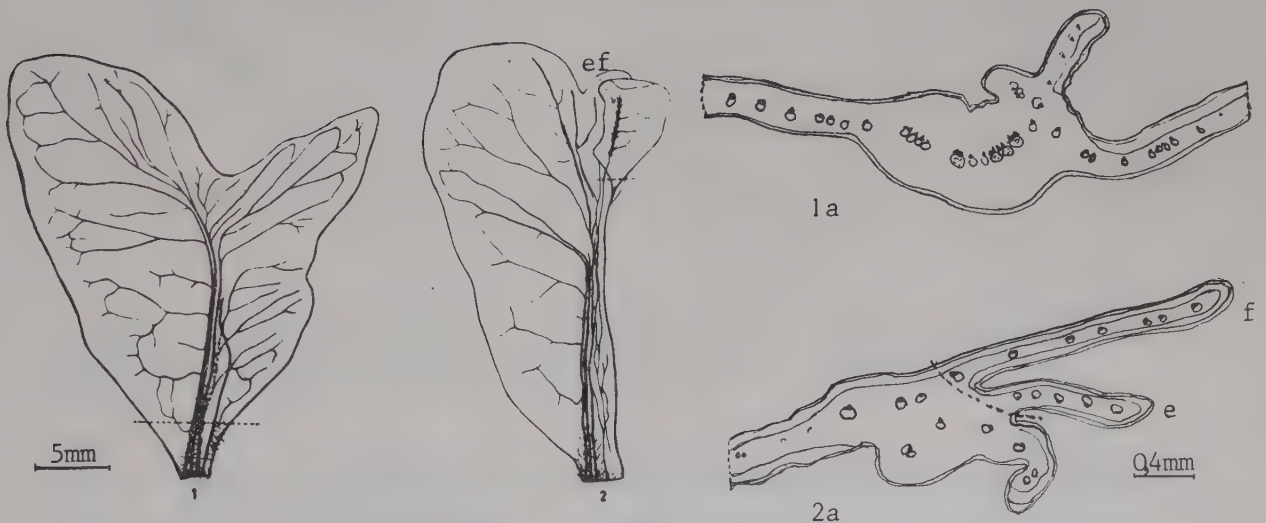


Fig.46.- *Euphorbia marginata*. - Feuilles. Excroissances adaxiales laminaires et structures histologiques ; ef ,excroissance foliacée.

allongé, laminaire, ouvert en V, est irrigué par des faisceaux libéro-ligneux dont l'orientation (bois abaxial) est inverse par rapport à ceux du limbe normal (1a); la structure est celle d'une feuille diplophylle.

Figure 46, 2.- La partie gauche du limbe subsiste seule. Dans la région supérieure, une excroissance foliacée (af) est différenciée à la surface du limbe et, comme précédemment, la structure est diplophylle (1b).

B.- EXCROISSANCES EN FORME DE CORNET CHEZ L'EUPHORBIA LATHYRIS

Figure 47, 1.- Le long de la nervure médiane, dans la région moyenne du limbe, une excroissance foliacée, en forme de cornet allongé et très ouvert,

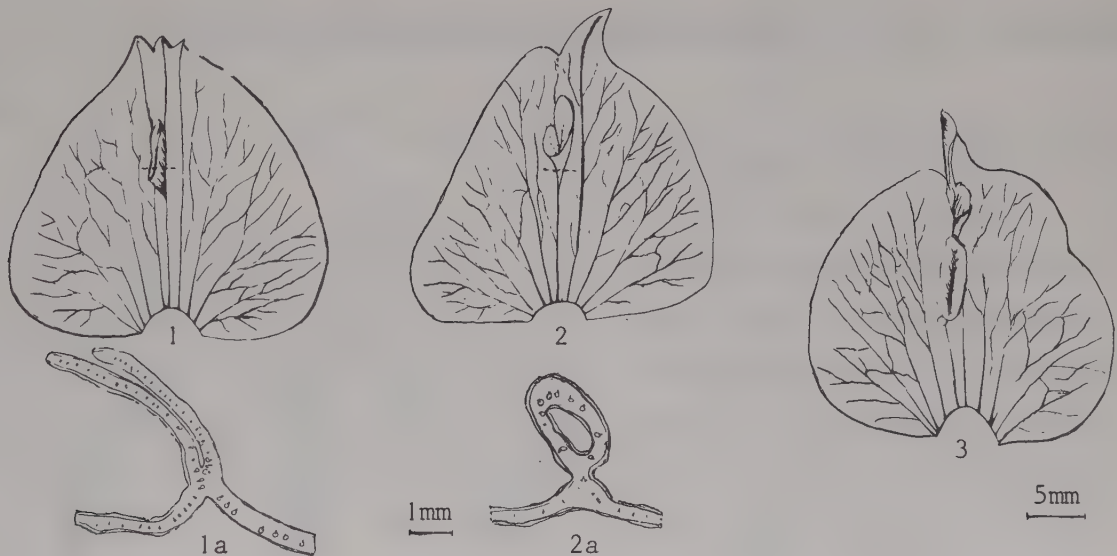


Fig. 47.- *Euphorbia Lathyris*. - Bractées . 1 à 3, excroissances adaxiales en forme de cornet; 1a, 2a, structure histologique des bractées 1 et 2.

est irriguée par des faisceaux libéro-ligneux inverses (bois abaxial). Les trois nervures médianes se terminent dans la région apicale tridentée de cette bractée.

Figure 47, 2.- Un cornet foliacé légèrement asymétrique se forme au niveau d'une nervure.

Figure 47, 3.- Deux excroissances foliacées à caractère diplophylle se succèdent le long d'une nervure "latérale": la première, différenciée dans

la région moyenne du limbe, est creusée en carène, et la seconde, dans la région supérieure, forme un cornet asymétrique.

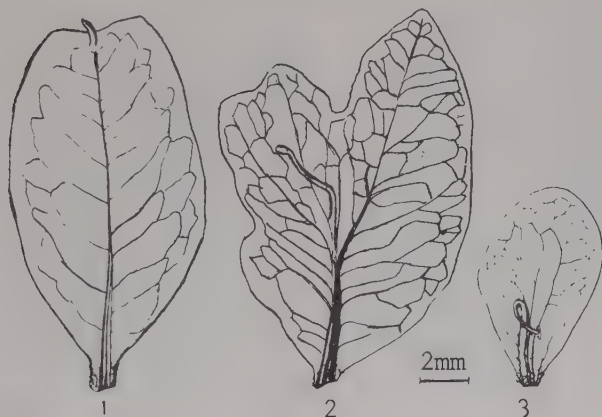
2.- EXCROISSANCES ABAXIALES

Les excroissances abaxiales que nous avons observées sont de deux types : les unes filiformes non vascularisées (énaions), les autres vascularisées, formées d'un appendice cylindrique plus ou moins long terminé ou non par une lame foliacée peltée ou par une scyphie.

Ces morphoses existent au niveau des feuilles végétatives, des bractées d'ombelles et d'ombellules ou des bractées dichasiales chez l'*Euphorbia marginata* et l'*Euphorbia Lathyris* .

A.- EXCROISSANCES NON VASCULARISEES CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA

Figure 48 .-1.- Un appendice abaxial, très court, subterminal, est visible à



l'extrémité de la nervure principale .2.- Un long appendice filiforme est différencié dans la région moyenne de ce limbe asymétrique.3.-A l'extrémité d'un bourrelet parenchymateux, non vascularisé, saillant à la face abaxiale de cette bractée à limbe réduit, s'individualise un appendice filiforme.

Figure 48.- *Euphorbia marginata*. -Excroissances abaxiales non vascularisées. 1,2 , feuilles ; 3 , bractée.

B.- EXCROISSANCES VASCULARISEES CHEZ L' EUPHORBIA MARGINATA ET L'EUPHORBIA LATHYRIS.

EUPHORBIA MARGINATA

Figure 49 ,1.-L'une des moitiés du limbe est très développée, l'autre subsiste sous forme d'une étroite lame foliacée. Sur la face abaxiale se détache un appendice cylindrique vascularisé (faisceaux libéro-ligneux concentriques) terminé par une étroite " foliole " peltée à la base.

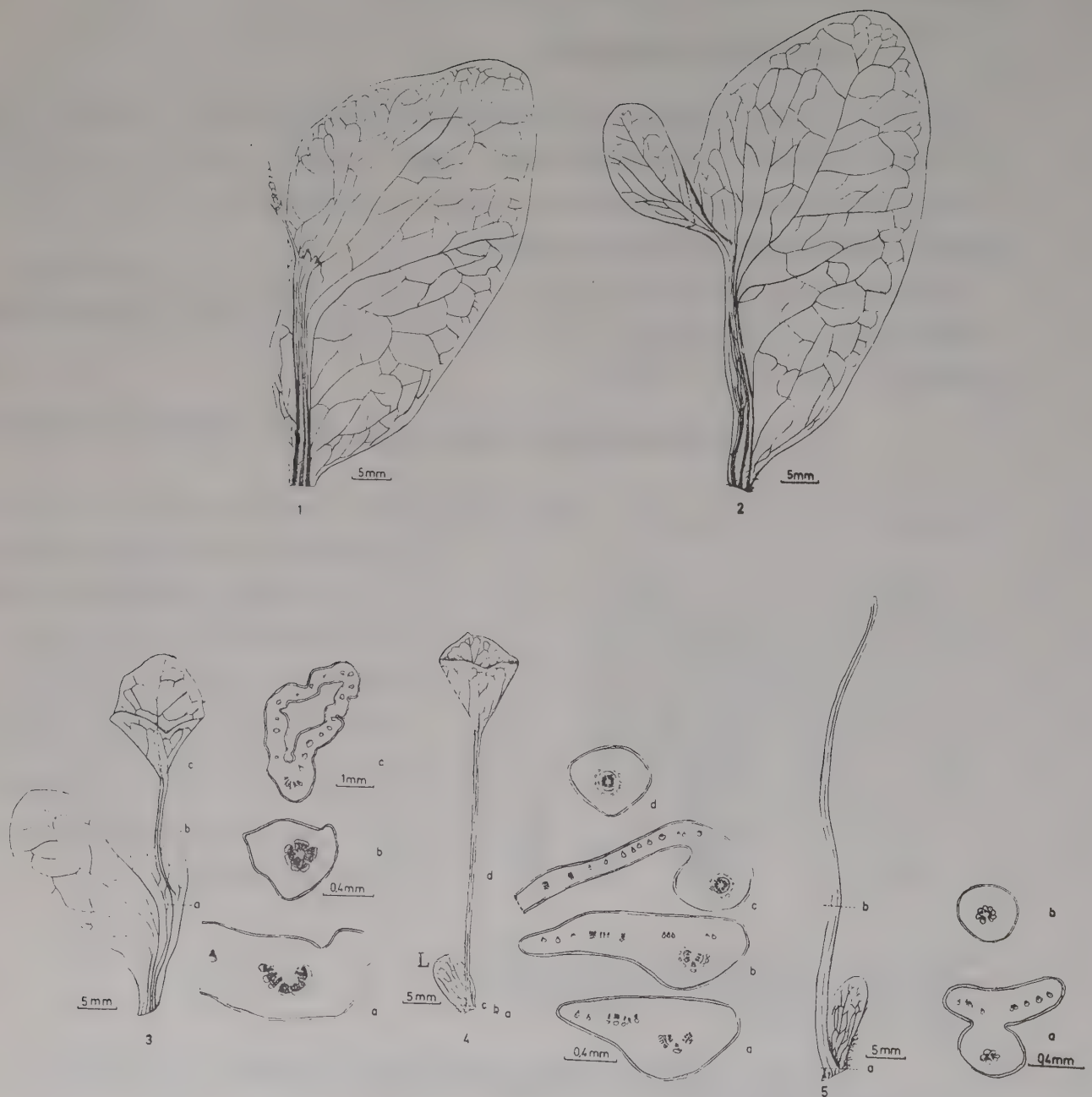


Fig.49.- *Euphorbia marginata*. - Feuilles , 1,2 ; bractées, 3,4,5. Différents types d'excroissances abaxiales vascularisées et structures histologiques.

Figure 49 ,2 .- Une scyphie mérophylle imparfaite remplace la "foliole" peltée de l'exemple précédent.

Figure 49, 3.- Un long appendice cylindrique (structure vasculaire subcaulinnaire , (b)) terminé par une scyphie, s'individualise à la face abaxiale de ce limbe réduit.

Figure 49 ,4 .- Le limbe ne subsiste plus que sous la forme d'une petite lame foliacée (L), ovale, à nervation subpalmée ; de la région basale de cette bractée se détache un très long appendice de structure caulinnaire (c , d) terminé par une scyphie bien développée.

Figure 49 ,5.- Ce limbe extrêmement réduit (6 mm de longueur et 2 mm de largeur) différencie, sur sa face abaxiale, un appendice cylindrique (3,5 cm) de structure vasculaire caulinnaire (b) .

EUPHORBIA LATHYRIS

Figure 50.- 1.- Un appendice filiforme abaxial, vascularisé et terminé par une petite scyphie , se détache au niveau de la nervure médiane de ce limbe bilobé. 2.- L'excroissance adaxiale est identique à celle décrite figure 47 ,1. La petite scyphie qui prolonge l'appendice abaxial forme une urne plus profonde que dans l'exemple précédent.

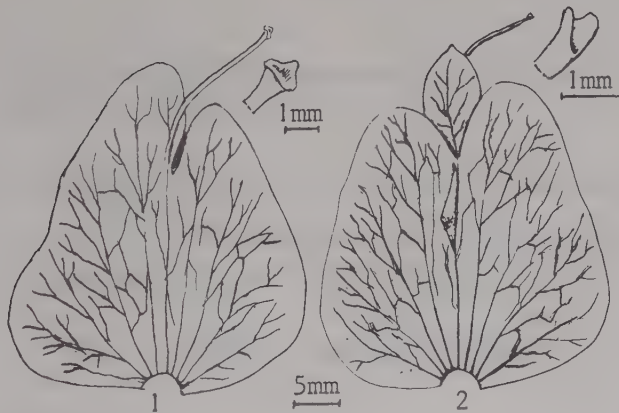


Fig.50.- *Euphorbia Lathyris* .
Bractées.Excroissances abaxiales vascularisées.

D.- Acquisition de caractères involucraux

Les bractées d'inflorescence, en particulier les bractées dichasiales , acquièrent des caractères involucraux : elles deviennent laciniées (*Euphorbia marginata*) , pubescentes (*Euphorbia marginata* et *Euphorbia Esula*) et se glandularisent (*Euphorbia marginata* , *Euphorbia Lathyris* , *Euphorbia Esula*).

1.- BRACTEES LACINIEES

L'apex des bractées involucreles de l'*Euphorbia marginata* est normalement lacinié ; les bractées d'inflorescence peuvent acquérir ce caractère non seulement à l'apex mais aussi dans la région moyenne du limbe.

Figure 51 , 1.- L'une des marges est pourvue d'une languette filiforme parenchymateuse non vascularisée sous laquelle sont différenciés de nombreux poils caractéristiques des bractées involucreles normales ; l'autre marge est entière.

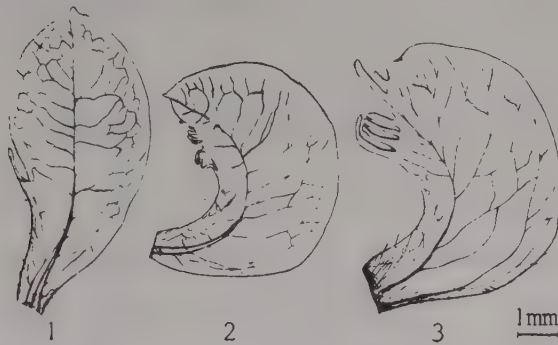


Fig. 51.-*Euphorbia marginata*.-Bractées dichasiales laciniées.

Figure 51, 2.-D'un côté, le limbe est réduit, peu vascularisé, très pubescent, découpé en 5 languettes non irriguées ; de l'autre côté, il est très développé, normalement vascularisé, légèrement pubescent à la base (caractère normal) et entier.

Figure 51, 3.- La région apicale de cette pièce est laciniée ; une nervure secondaire se termine à la base de chaque languette , excepté dans la languette apicale qui est vascularisée.

2.- BRACTEES GLANDULARISEES

EUPHORBIA MARGINATA

Figure 52 , 1.- Une très petite glande marginale (g) légèrement vascularisée (1a), différenciée dans la région basale du limbe de cette bractée , a une morphologie de stipule glandulaire .

Figure 52 , 2 , 3.- Dans la région basale asymétrique de ces bractées , une glande marginale, dépourvue d'appendice (2) ou appendiculée (3), est irriguée par une trace foliaire latérale . Les marges du limbe sont pubescentes sous les glandes .

Figure 52 , 4.- Une glande appendiculée apparaît sur la marge libre de l'une des bractées constituant ce gamophyllome diphyllé .

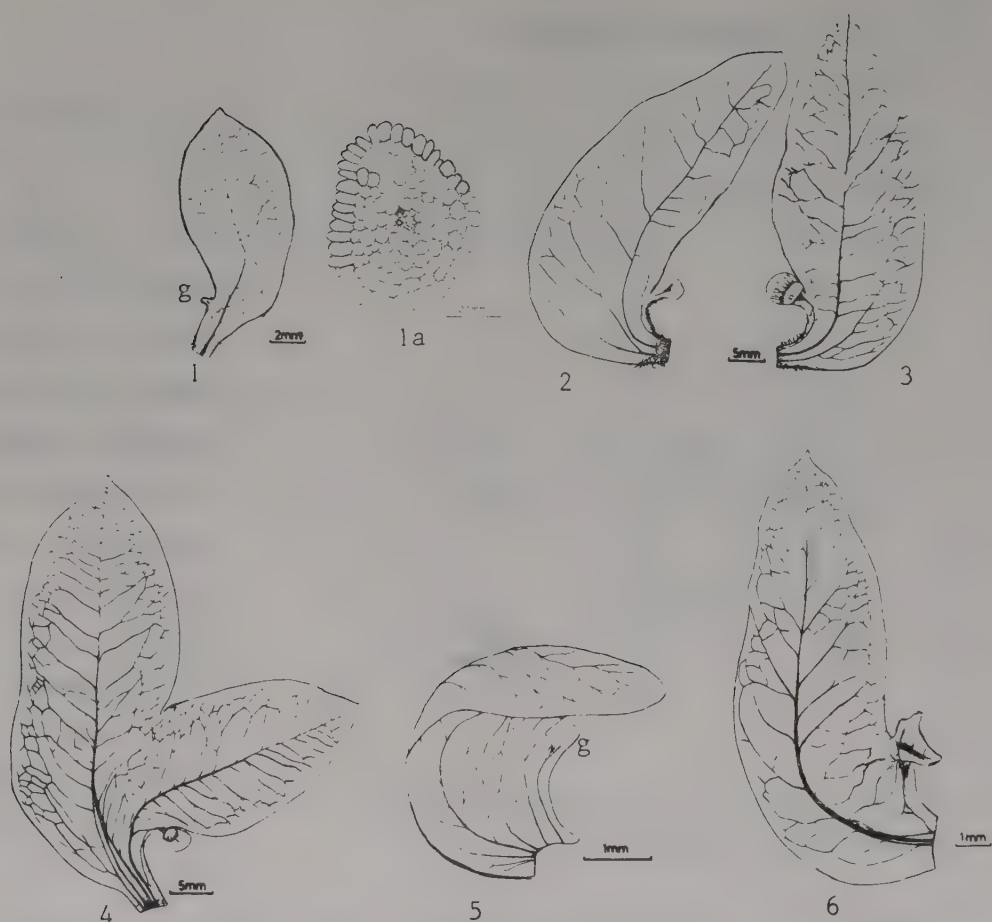


Fig.52.-*Euphorbia marginata*. (1 à 4), *Euphorbia Lathyris* (5),
Euphorbia Esula (6).-Bractées dichasiales glandularisées;
1a , structure histologique de la glande ; g , glande.

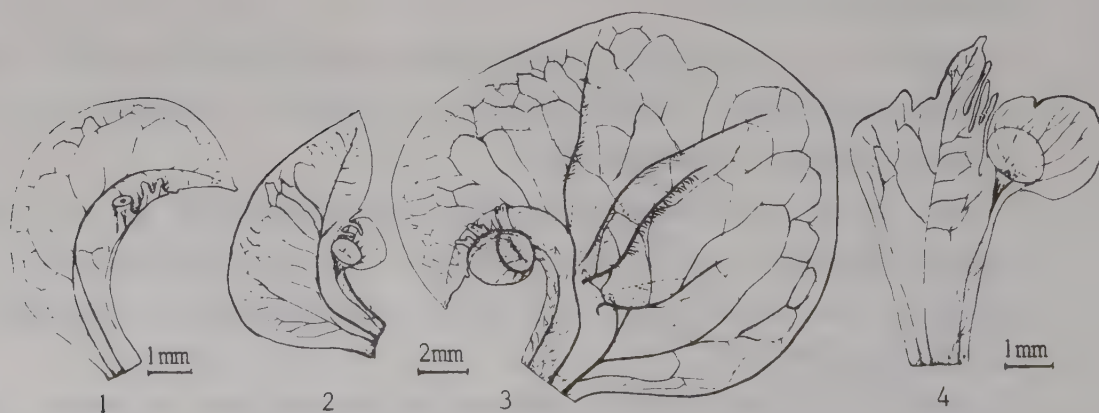


Fig.53.-*Euphorbia marginata*.-Bractées dichasiales laciniées
et glandularisées .

EUPHORBIA LATHYRIS

Figure 52 , 5.- Une glande rudimentaire (g), dépourvue d'appendice , se forme sur l'une des marges .

EUPHORBIA ESULA

Figure 52 , 6.- Dans la région basale du limbe , se différencie une glande marginale pourvue d'une corne postérieure ; au-dessus , la marge est pubescente comme l'apex des bractées involucreales normales .

3. - BRACTEES LACINIEES ET GLANDULARISEES CHEZ L'*EUPHORBIA MARGINATA*

Figure 53 , 1.- La marge concave de ce limbe pubescent dans la région basale , porte une glande rudimentaire abondamment vascularisée au-dessus de laquelle sont différenciées deux languettes .

Figure 53 , 2.- Trois languettes sont différenciées au-dessus d'une glande marginale appendiculée , irriguée par une trace foliaire latérale ; à gauche , le limbe très développé n'est plus chlorophyllien .

Figure 53 , 3.- Le limbe très incurvé de cette bractée asymétrique est pourvu d'une glande appendiculée au-dessus de laquelle la marge est laciniée (deux languettes très vascularisées sont en voie de glandularisation) . L'une des deux traces foliaires latérales est destinée à la glande , l'autre se ramifie dans la région limbaire non chlorophyllienne .

Figure 53 , 4.- Cette pièce est laciniée à l'apex comme les bractées involucreales ; de plus , la glande marginale appendiculée , irriguée par une trace foliaire latérale , est insérée dans la partie subapicale du limbe . A gauche de la nervure principale , le limbe , peu développé , parcouru par l'autre trace foliaire latérale , est découpé dans la région supérieure . Cette bractée d'inflorescence ainsi modifiée est très voisine morphologiquement d'une bractée involucreale normale .

E.-Gamophyllomes

Plusieurs types de gamophyllomes ont été observés soit au niveau des feuilles , soit au niveau des bractées , chez les trois espèces étudiées . Nous décrirons quelques exemples de gamophyllomes diphylls , triphylls et tétraphylls .

1.- GAMOPHYLLOMES DIPHYLLES

EUPHORBIA MARGINATA

Figure 54 ,1.-La cohérence de ces deux feuilles est unimarginale ; les deux nervures principales sont indépendantes sauf dans la région basale où elles sont connées .



Fig.54.-*Euphorbia marginata* (1,2,3,4),*Euphorbia lathyris* (5,6,8,9),*Euphorbia esula*(7).-Différents types de gamophyllomes .

Figure 54 ,2.-Le gamophyllome est de même type que le précédent mais les deux nervures principales d'abord réunies,s'individualisent ensuite.On remarque en outre une tendance à la métamérisation dans la région apicale de l'une des feuilles .

EUPHORBIA LATHYRIS

Figure 54 ,5.-Les deux bractées sont presque entièrement cohérentes .

Figure 54 ,8.-La soudure de ces deux bractées opposées est bimarginale; il se forme une petite coupe dans la région basale .

CHAPITRE II

ANOMALIES DE L'INFLORESCENCE (INFLORESCENCE DE CYATHES)

Nous ne considérerons que les anomalies intéressant l'inflorescence principale (inflorescence de cyathes) , celles du cyathe seront étudiées ultérieurement.

I.- INHIBITION DE CROISSANCE

L'inhibition de croissance, qui a pour conséquence la contraction d'entre-nœuds, affecte non seulement l'axe principal mais aussi les rayons de même ordre ou de divers ordres des ombelles , ombellules et dichasiums.

A.- Contraction au niveau de l'axe principal chez l'*Euphorbia marginata*.

Ce phénomène qui atteint généralement la région supérieure de l'axe principal a pour résultat l'augmentation du nombre des rayons de l'ombelle terminale.

Nous avons retrouvé chez les plants traités la série des termes de passage entre une ombelle à 3 rayons (trichasium) et une ombelle à 5 rayons ; cette série, déjà décrite dans les inflorescences normales, peut être complétée par deux autres exemples d'ombelles à 6 et 7 rayons .

Figure 55.- 1.- Un sixième rameau et la feuille axillante sont insérés presque au niveau de l'ombelle terminale composée de 5 rayons . 2.- Six rayons accompagnés seulement de 5 bractées sont insérés au même niveau, un septième ainsi que deux bractées sont insérés légèrement plus bas.



Fig. 55.-*Euphorbia marginata*. -
Ombelles à 6 et à 7 rayons .

B.- Contraction d'entre-noeuds de même ordre chez l'*Euphorbia Lathyris*.
Figure 56.- 1.- La contraction des rayons (a_1) et (a_2) du dichasium

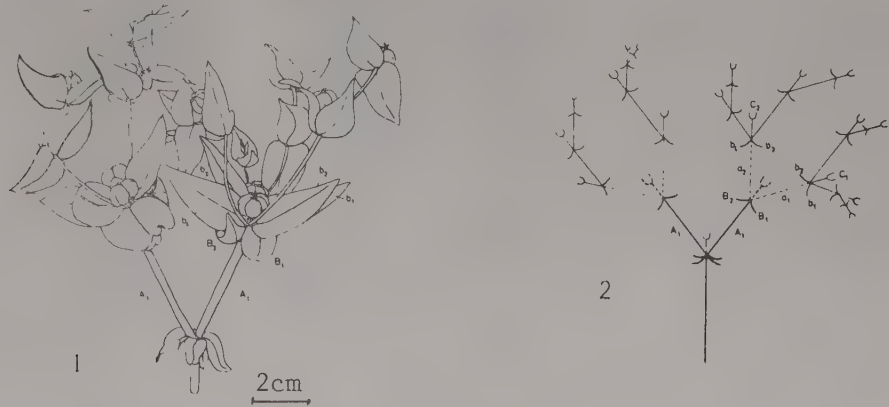


Fig.56.- *Euphorbia Lathyris*.- Inflorescence caractérisée par la contraction d'entre-noeuds de même ordre(1); représentation schématique (2).Les entre-noeuds avortés sont représentés en pointillés.

terminant le rayon (A_1) a pour conséquence l'insertion au même niveau des deux cyathes (C_1) et (C_2), des 6 bractées (B_1), (B_2), (b_1) à (b_4) et des rayons de troisième ordre axillés par les bractées (b_1) à (b_4). Le même phénomène se répète au niveau du dichasium de même ordre terminant le rayon (A'_1) mais 2 rayons de troisième ordre sont développés.

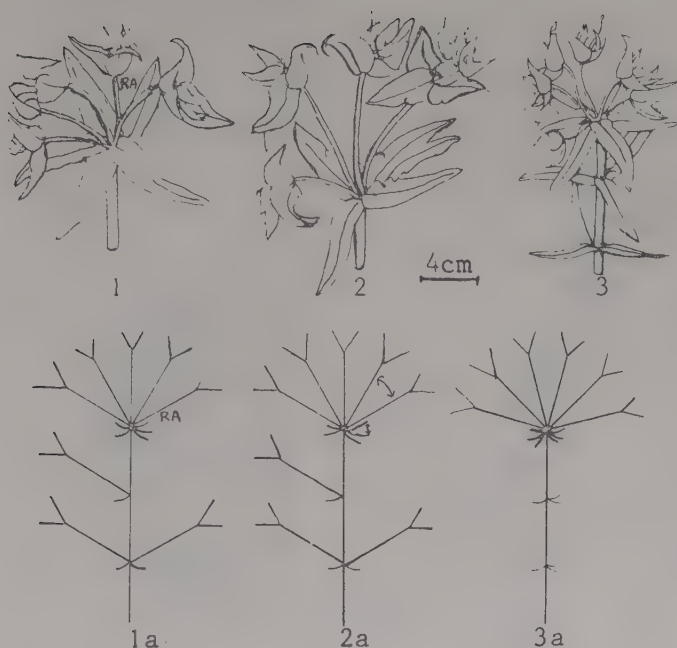
II.- EXCITATION DE LA CROISSANCE

L'excitation de croissance, qui a pour conséquence l'élongation des entre-noeuds, provoque chez l'*Euphorbia Lathyris* des variations du nombre des rayons de l'ombelle principale.

Figure 57.- 1.- "L'entre-noeud" normalement très réduit, séparant les 2 dernières feuilles opposées de l'axe principal, s'est allongé, entraînant l'une d'elles et son rameau axillaire au niveau des 4 rayons de l'ombelle. 2.- Le rayon surnuméraire et l'un des rayons normaux de l'ombelle sont connés et axillés par un gamophyllome diphyllé.

III.- MODIFICATIONS DE LA PHYLLOTAXIE

Chez l'*Euphorbia Lathyris*, les verticilles dimères de feuilles opposées deviennent parfois trimères et l'ombelle terminale est alors composée de



6 rayons. (fig.57,3) .

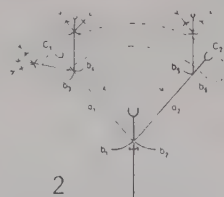
Fig.57.- *Euphorbia Lathyris*. - 1 , ombelle formée de 5 rayons individualisés : 4 rayons normaux et 1 rameau axillaire (RA) ; 2, ombelle formée de 5 rayons: 3 libres, 2 connés ; 3 , ombelle formée de 6 rayons ; 1a , 2a , 3a , représentation schématique des inflorescences.

IV.- FASCIATIONS

Des cas de connation de rayons à tous les niveaux ont été observés chez 1' *Euphorbia Lathyris* et 1' *Euphorbia marginata*.

EUPHORBIA LATHYRIS

Figure 58.- La connation des rayons (a_1) et (a_2) a pour résultat celle



des cyathes (C_1) et (C_2) ; les bractées (b_1) et (b_2) sont coalescentes par une de leurs marges. Les bractées (b_3), (b_4) et (b_5) axillent chacune un rayon terminé par un dichasium, la bractée (b_6) est avortée.

Fig.58.- *Euphorbia Lathyris*. - Connation des rayons d'un dichasium ; 2 , représentation schématique .



Fig. 60. - *Euphorbia Esula*
parasitée par l'*Uromyces*
pisi .

CHAPITRE III

ANOMALIES DU CYATHE

I.-ANOMALIES DE L'INVOLUCRE

Les principales modifications sont les suivantes :

- phénomènes d'hypertrophie ,
- variation du nombre des pièces involucrales ,
- morphoses particulières spécifiques des bractées ou des glandes .

A.- Phénomènes d'hypertrophie

Ces phénomènes ont été observés chez l'*Euphorbia Esula* parasitée par les larves d'un Diptère , le *Perrisia capsulae* .

Figure 61 , 1.- A l'intérieur de cet involucre hypertrophié , quelques larves sont développées , un gynécée tricarpellé stérile est porté par un court pédoncule , les fleurs mâles sont avortées . Les 5 bractées involucrales (apex pubescent) et les 4 glandes sont très visibles .

Figure 61 , 2.- Quatre glandes rudimentaires subsistent entre les bractées involucrales , les fleurs mâles et femelle sont avortées . L'ouverture de la cavité involucrale est très réduite .

Figure 61 , 3.- Au centre d'une urne formée par la cohérence de deux bractées dichasiales , on reconnaît l'involucre d'un cyathe à la présence des apex encore pubescents des bractées involucrales hypertrophiées ; il est pyriforme . La structure anatomique des bractées révèle une multiplication radiale et tangentielle des cellules situées sous l'épiderme abaxial(*3b*) , ce qui a pour conséquence un accroissement en épaisseur et en largeur de la paroi involucrale . Sous le cortex cellulosique (cellules en voie de division) , la région interne est différenciée en deux zones :

- au contact des faisceaux libéro-ligneux accrus et disposés irrégulièrement , une zone de cellules sclérifiées à parois très épaisses constitue "l'anneau protecteur " de la cavité involucrale (HOUARD , 76) ,

- sous l'épiderme adaxial , en bordure de la cavité involucrelle , une zone formée de cellules à parois cellulósiques et à noyau hypertrophié sert à la nutrition des larves (HOUARD , 76) .

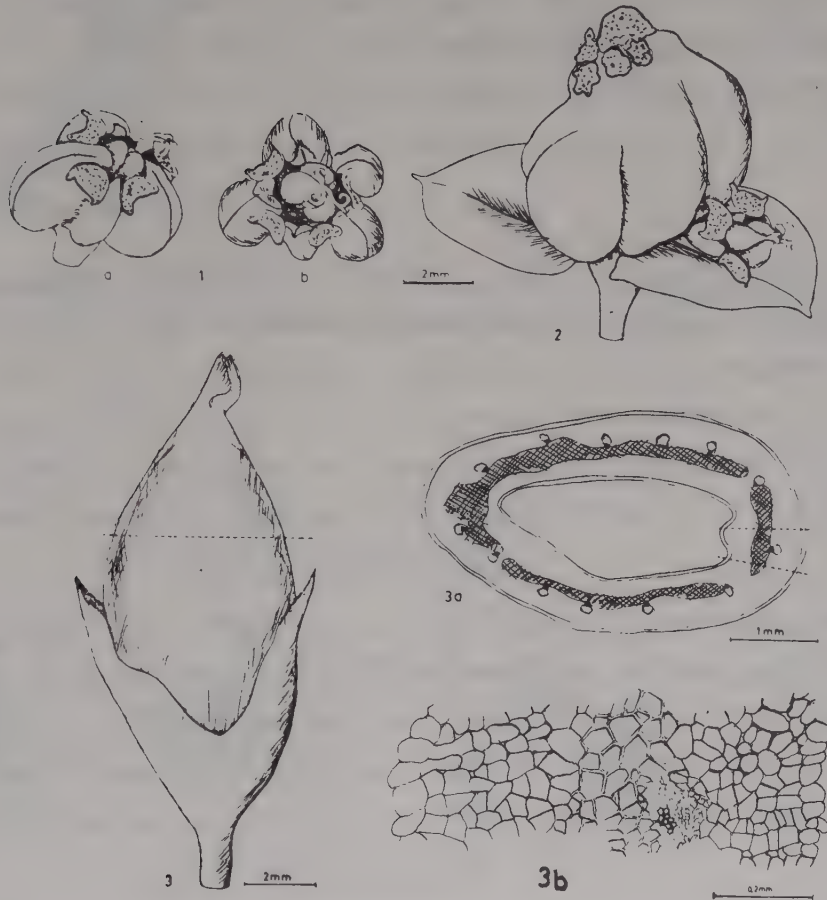


Fig. 61. - *Euphorbia Esula*. Hypertrophie de l'involucre du cyathe sous l'influence du *Perrisia capsulae*. Voir explications dans le texte. 1, cyathe vu de profil (a), vu de face (b); 3a, représentation schématique de la coupe transversale de l'involucre; 3b, détail de la structure histologique de l'involucre.

B. - Variation du nombre des pièces involucrelles

On distinguera la méiomérie et la pléiomérie .

1. - MEIOMERIE

Il existe à peu près tous les degrés de réduction du nombre des bractées et des glandes chez l'*Euphorbia marginata* et l'*Euphorbia Lathyris* .

EUPHORBIA MARGINATA

Les fleurs femelles des trois exemples étudiés sont rudimentaires ou avortées ; le nombre des fleurs mâles , normal dans le premier cas , est réduit à 9 et 10 dans la figure 62, 2 , à 3 dans la figure 62, 3.

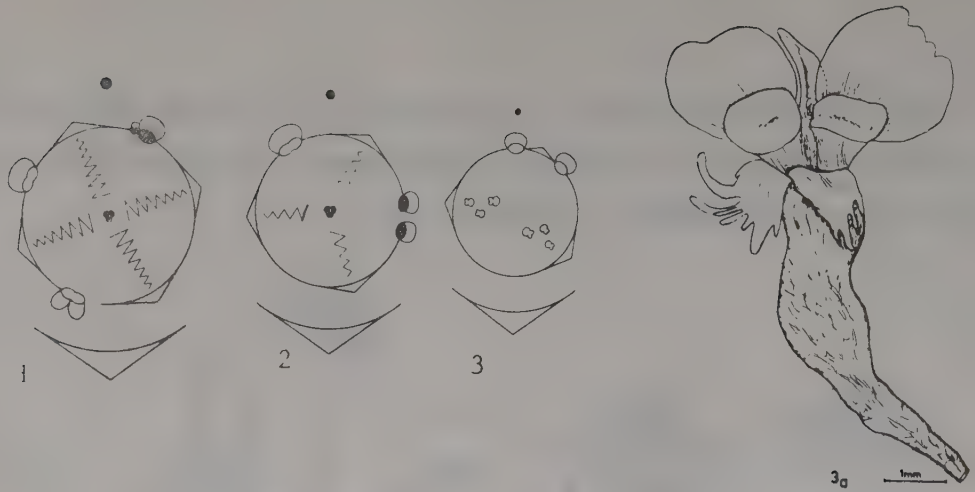


Fig. 62. - *Euphorbia marginata*. - Méiomérie .1, 4 bractées; 2, 3 bractées; 3, 3a, 2 bractées normales et une bractée réduite.

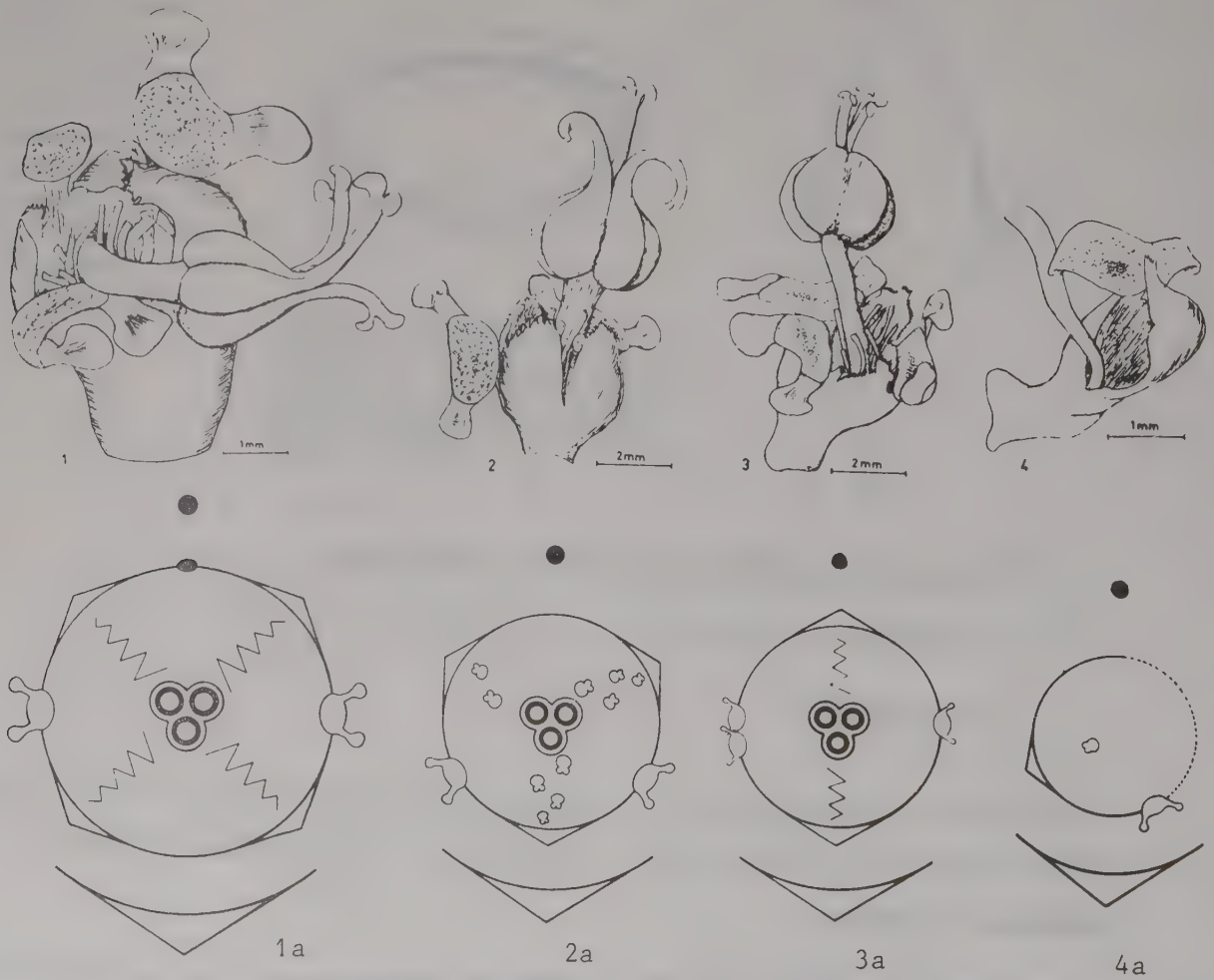


Fig. 63. - *Euphorbia Lathyris*. - Méiomérie au niveau d'involucres gamophylles . 1, 1a, 4 bractées; 2, 2a, 3 bractées; 3, 3a, 2 bractées; 4, 4a, une bractée .

Figure 62 .-1.- Involucre dialysé composé de 4 bractées , d'une glande normale , d'une glande avec appendice bifide et de deux demi-glandes accolées (l'une à appendice réduit) .2.- Involucre dialysé composé de 3 bractées , d'une glande normale et de 2 demi-glandes appendiculées .3.- Involucre gamophylle composé de 2 bractées normales , d'une bractée très réduite n'axillant aucune fleur mâle et de 2 glandes normales .

EUPHORBIA LATHYRIS

Chez l'*Euphorbia Lathyris* , des involucres gamophylles de cyathes terminant des rayons surnuméraires axillés par des bractées anormales asymétriques, et des involucres dialysés de cyathes terminant normalement les ramifications de l'inflorescence peuvent être méiomères . A l'intérieur de ces cyathes , le nombre de fleurs mâles est normal ou réduit , les fleurs femelles sont normales , rudimentaires ou avortées .

A.-INVOLUCRES GAMOPHYLLES

Figure 63 .-1.-Quatre bractées ,2 glandes normales,une demi-glande dépourvue de corne postérieure.2.-Trois bractées axillant un nombre réduit de fleurs mâles(2 à 4),2 glandes normales.Deux bractées,3 glandes normales dont 2 connées.4.-Une seule bractée (marges cohérentes dans la région basale)axillant une fleur mâle, une glande normale,pas de fleur femelle .

B.-INVOLUCRES DIALYSES

L'involucre méiomère dialysé est plus ou moins cohérent , par l'une de ses marges, avec la marge concave d'une bractée "surnuméraire" asymétrique dont l'apex est denticulé comme celui d'une bractée involucrelle . Cette bractée asymétrique , pourvue parfois d'une glande marginale rudimentaire , peut axiller des fleurs mâles (1 ou 2) ou un rayon terminé par les cyathes décrits précédemment (fig.63) . Les cyathes apparaissent soit entre deux rayons de dichasiums (la bractée asymétrique pourrait être celle d'un troisième rayon avorté ou bien une bractée involucrelle virescente) , soit entre trois rayons d'un trichasium (la bractée asymétrique , opposée à la plus jeune des trois autres bractées , axille un quatrième rayon) , soit entre les quatre rayons opposés décussés d'une ombelle tétravalente (la bractée asymétrique axille alors un cinquième rayon) .

a.-Cyathe terminal d'un dichasium

Dans les exemples suivants , les bractées involucreales sont stériles ou axillent une ou deux fleurs mâles , le gynécée est bicarpellé ou tricarpellé . La dialyse de l'involucre est totale au niveau de la connation de la bractée asymétrique qui peut ou non axiller des fleurs mâles .

Figure 64 , 1.- L'involucre est composé de 4 bractées , de 2 glandes normales

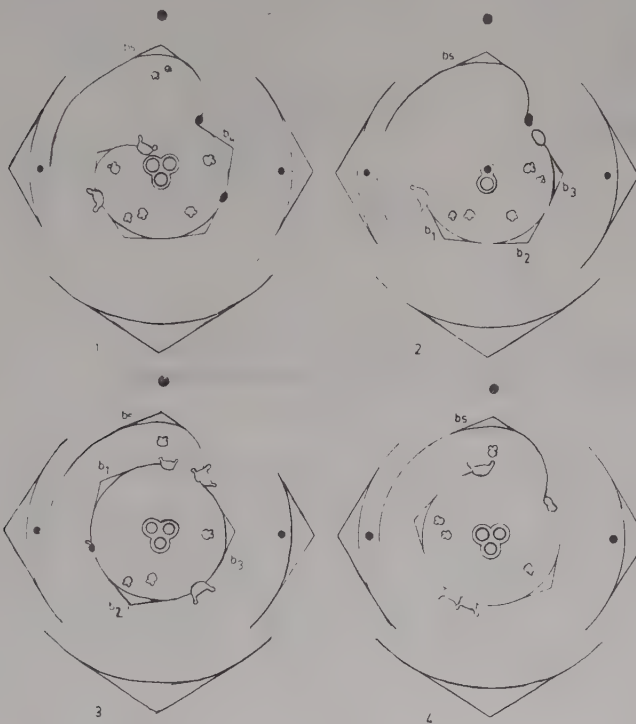


Fig.64.-*Euphorbia Lathyris*. -Méio-
mérie au niveau d'involucres dia-
lysés de cyathes insérés entre les
rayons d'un dichasium.1, 4 brac-
tées ;2,3, 3 bractées ;4, 2 brac-
tées .

adnée à la demi-glande de la bractée asymétrique (*bs*); la dialyse est com-
plète entre les bractées (*b₁*) et (*b₂*).

Figure 64 ,4.- L'involucre est composé de 2 bractées , de 3 glandes normales
et d'une demi-glande dépourvue de corne postérieure , adnée à la demi-glande
de la bractée asymétrique (*bs*) .

et d'une demi-glande dépourvue de
corne postérieure. Au niveau de
la dialyse , la bractée (*b₄*)
est cohérente avec la marge conca-
ve de la bractée asymétrique (*bs*)
pourvue d'une petite glande sans
corne postérieure .

Figure 64 ,2.-L'involucre,composé
de 3 bractées , d'une glande nor-
male et d'une glande dépourvue de
cornes postérieures , est dialysé
partiellement entre les bractées
(*b₁*) et (*b₂*) , (*b₂*) et (*b₃*).
La bractée asymétrique (*bs*)est
pourvue , à sa base , d'une petite
glande pédonculée sans corne
postérieure .

Figure 64 ,3.- L'involucre est
composé de 3 bractées , de 2 glan-
des normales de taille inégale ,
d'une demi-glande pourvue d'une
corne postérieure et d'une glande

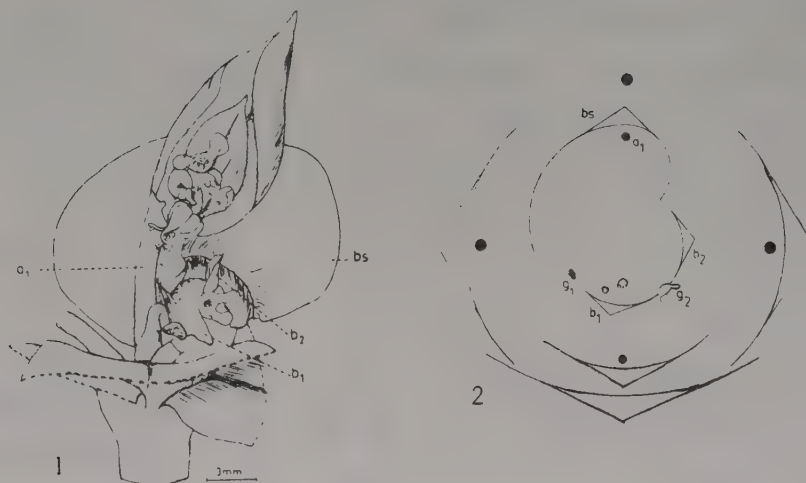


Fig. 65.-*Euphorbia Lathyris*. - Involucre méiomère dialysé d'un cyathe inséré entre les rayons d'un trichasium .

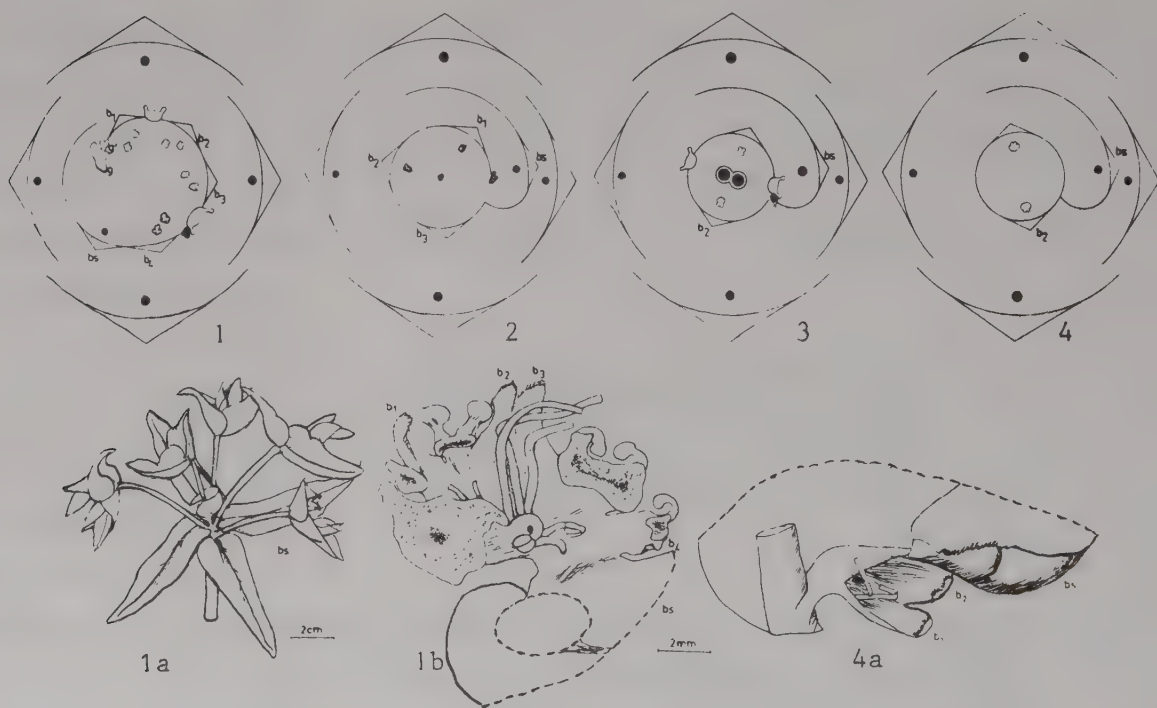


Fig. 66.-*Euphorbia Lathyris*. - Involucres méiomères de cyathes insérés entre les rayons d'un tétrachasium . 1, 4 bractées; 2, 3 bractées; 3, 4, 2 bractées; 1a, tétrachasium avec cyathe anormal et bractée surnuméraire (bs); 1b , morphologie du cyathe représenté par le diagramme 1; 4a, morphologie du cyathe représenté par le diagramme 4.

b.-Cyathe terminal d'un trichasium

Figure 65.-L'involucre de ce cyathe est réduit à 2 bractées adnées par une de leurs marges . La bractée (b_1), axillant 2 fleurs mâles , est pourvue d'une demi-glande (g_1) à corne réduite ; une glande normale (g_2) est située entre les deux bractées . La bractée (b_2), stérile , est adnée à la bractée asymétrique (bs) par sa marge non glandulaire ; un axe (a_1), terminé par un cyathe rudimentaire , est axillé par la bractée (bs) .

c.-Cyathe terminal d'un tétrachasium

La bractée asymétrique (bs), généralement dépourvue de glande marginale, axille toujours un rayon , ramifié ou non , et terminé par un cyathe .

Figure 66, 1.-L'involucre est composé de 4 bractées axillant chacune 2 fleurs mâles , de 2 glandes normales de taille inégale , d'une demi-glande avec une corne postérieure et de 2 glandes anormales (g) et (g'). Il n'y a pas de fleur femelle .

Figure 66, 2.- L'involucre comprend une bractée (b_1) libre (munie d'une glande marginale rudimentaire et axillant une ébauche de fleur mâle) et 2 autres bractées réunies par une de leurs marges ((b_1) axillant une ébauche de fleur mâle , (b_3) cohérente avec la bractée asymétrique (bs)). La fleur femelle est rudimentaire .

Figure 66 ,3.- Deux bractées axillant chacune une fleur mâle et 2 glandes composent cet involucre partiellement dialysé entre la bractée (b_2) et la bractée asymétrique (bs) pourvue d'une demi-glande avec une corne postérieure. Le gynécée bicarpellé est stérile .

Figure 66, 4.- Ce cyathe n'est reconnaissable que par la présence de 2 bractées denticulées dépourvues de glandes et réunies inégalement par leurs marges ; elles axillent chacune une fleur mâle . La bractée (b_2) est adnée , du côté abaxial , à la bractée asymétrique (bs) . La fleur femelle est avortée .

2.-PLEIOMERIE

La pléiomérie peut provenir de la coalescence de plusieurs cyathes ("syn-cyathium") ou d'une multiplication des ébauches .

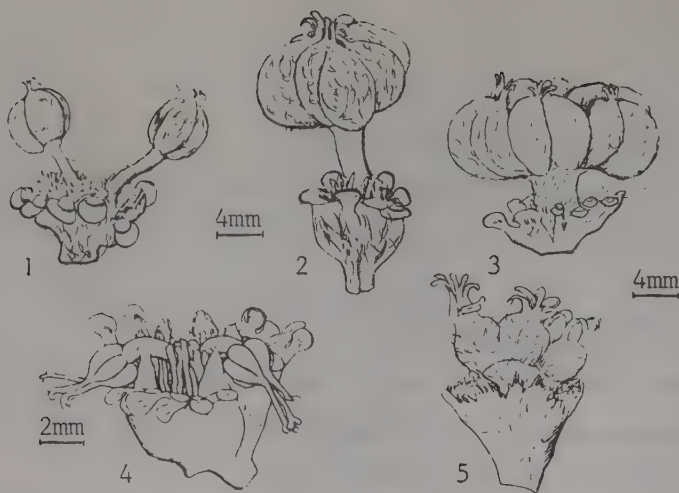


Figure 67.-*Euphorbia marginata*.-1,1a, 2 cyathes coalescents, fleurs femelles libres; 2,2a, 2 cyathes entièrement coalescents; 3, 3a, 5,5a, 3 cyathes entièrement coalescents.-*Euphorbia Lathyris*.-4, 2 cyathes coalescents, fleurs femelles libres .

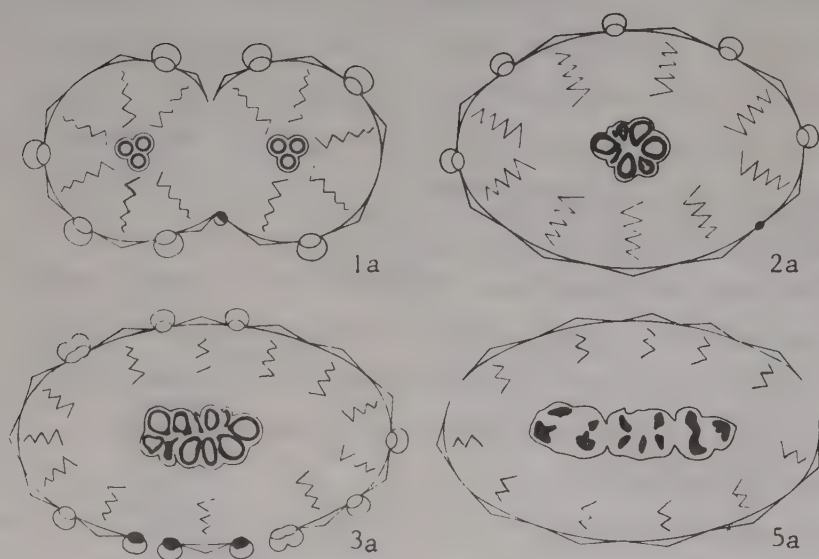
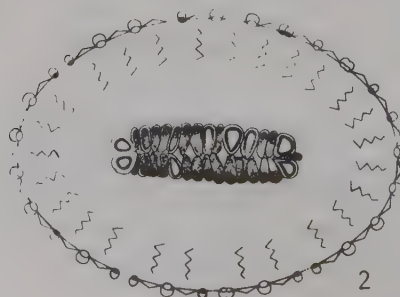


Figure 68.-*Euphorbia marginata*.-Voir explications dans le texte .



A.-PLEIOMERIE PAR COALESCENCE DE PLUSIEURS CYATHES

La connation de rayons de divers ordres ainsi que leur contraction a souvent pour conséquence la formation de "syncyathiums" dont nous décrirons les principaux types en les classant par ordre de complexité croissante . Ce phénomène peut s'accompagner d'une augmentation du nombre des bractées involucrales par multiplication des ébauches ou d'une diminution par avortement .

a.-Coalescence de 2 cyathes

EUPHORBIA MARGINATA

Figure 67 , 1.-L'involucre dialysé est composé de 11 bractées axillant des fleurs mâles et de 8 glandes ; les 2 fleurs femelles , dont le gynécée est tricarpellé , sont libres .

Figure 67 , 2.-L'involucre, composé de 9 bractées et de 6 glandes dont une très rudimentaire, renferme des cymes de fleurs mâles et un unique gynécée composé de 8 carpelles (2 stériles , 6 fertiles) .

EUPHORBIA LATHYRIS

Figure 67 , 4.- L'involucre est composé de 9 bractées et 7 glandes ; les cymes de fleurs mâles sont normales , les 2 fleurs femelles à gynécée tricarpellé sont libres .

b.-Coalescence de 3 cyathes

EUPHORBIA MARGINATA

Figure 67 , 3.- A l'intérieur d'un involucre composé de 12 bractées et de 10 glandes , sont différenciées 12 cymes de fleurs mâles et une fleur femelle dont le gynécée comprend 11 carpelles (5 stériles, 6 fertiles) .

Figure 67 , 5.- Onze bractées involucrales dépourvues de glandes axillent 11 cymes mâles réduites (5 fleurs par cyme) ; le gynécée de l'unique fleur femelle est composé de 12 carpelles stériles .

c.-Coalescence de plus de 3 cyathes

EUPHORBIA MARGINATA

Figure 68.- La connation de 12 rayons de dichasiums de même ordre aboutit à la formation de ce "syncyathium" dont l'involucre est constitué de 26

bractées et de 31 glandes . Chaque bractée axille une cyme de 6 à 8 fleurs mâles ; le gynécée de la synanthie femelle comprend 26 carpelles stériles et 8 carpelles fertiles .

B.-PLEIOMERIE PAR MULTIPLICATION DES EBAUCHES

Chez l'*Euphorbia marginata* , une multiplication du nombre des bractées involucrales et des glandes se produit dans des cyathes de premier et de second ordre dont les fleurs femelles sont le plus souvent rudimentaires ou même avortées . Dans ces exemples , bractées et glandes alternent régulièrement . La figure 69 montre des cyathes dont l'involucre est composé de 6 à 9 bractées et glandes .



Fig. 69. - *Euphorbia marginata*. - Pléiomérie par multiplication des ébauches. Voir explications dans le texte .

C.-Morphoses particulières spécifiques des bractées ou des glandes

1.-ANOMALIES DES LANGUETTES (*EUPHORBIA MARGINATA*) ET DES GLANDES (*EUPHORBIA MARGINATA* , *EUPHORBIA ESULA*)

A.-REGRESSION DES LANGUETTES CHEZ L'*EUPHORBIA MARGINATA*

Figure 70.-1.-La partie apicale de la bractée involucrale située entre les deux glandes (g_1) et (g_2) est seulement trilobée .2.- Cette pièce triangulaire , étroite , foliacée , située entre les deux glandes normales (g_1)

et (g_2), correspond à la région apicale d'une bractée involucre axillant une cyme de fleurs mâles.

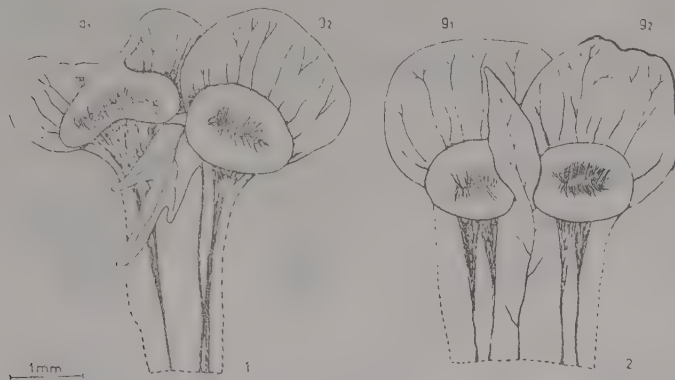


Fig. 70. - *Euphorbia marginata*. - Régression des languettes; apex bractéal trilobé (1), entier (2).

B. - RÉGRESSION DE L'APPENDICE GLANDULAIRE CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA

La régression irrégulière de l'appendice pétaloïde s'accompagne parfois de la différenciation, sur l'appendice, de très belles papilles épidermiques rappelant les papilles stigmatiques; à leur niveau, d'ailleurs, on a souvent remarqué l'agglutination de grains de pollen.

Figure 71. - 1. - L'appendice de la glande (g_1) est asymétrique, celui de la glande (g_2) est très réduit.

2. - Les appendices des deux glandes sont réduits et irréguliers; des papilles (2a, 2b) sont différenciées sur leurs

bords et sur un bourrelet médian adaxial. 3. - Les deux appendices sont extrêmement rudimentaires; une lan-

guette pourvue de papilles épidermiques est différenciée à côté de la glande (g_1).

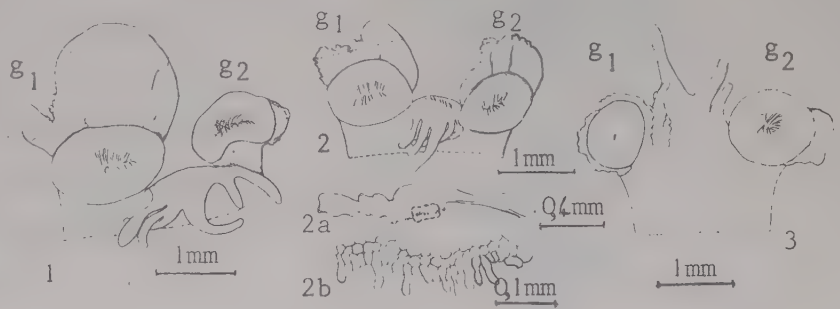


Figure 71. - *Euphorbia marginata*. - Régression de l'appendice glandulaire. 1, 2, 3, différents stades de régression; 2a, représentation schématique de la coupe transversale de l'appendice de la glande (g_1); 2b, détail de la zone papilleuse.

C. - DIALYSE DES GLANDES CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA ET L'EUPHORBIA ESULA

EUPHORBIA MARGINATA

Figure 72.-1.-L'appendice pétaloïde de cette glande est échancré en son milieu .2.- L'appendice est bifide .3.-Un sillon amorce une division médiane de la coupe charnue de la glande .4.-Deux demi-glandes portent chacune un demi-appendice .

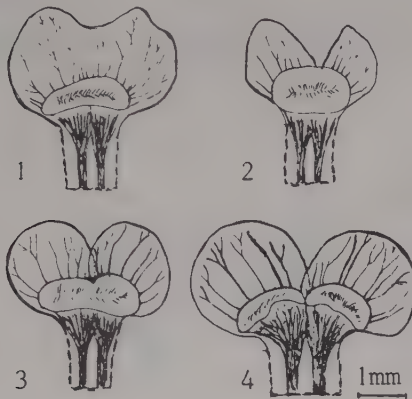
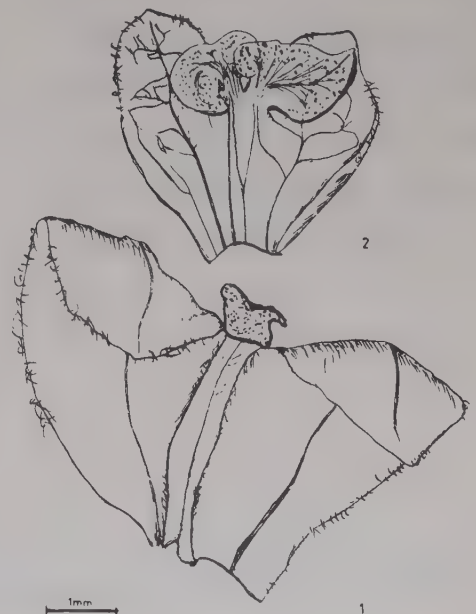


Figure 72.-*Euphorbia marginata*. - Différents stades de la dialyse des glandes.

EUPHORBIA ESULA

Figure 73.- 1.- Les deux bractées sont cohérentes par la marge repliée de leur face abaxiale , la glande échancrée en son milieu est pourvue d'une corne postérieure . 2.- Entre les apex pubescents de ces deux bractées se trouvent deux demi-glandes pourvues chacune d'une courte corne postérieure et irriguées normalement par une trace foliaire latérale .

Figure 73.-*Euphorbia Esula*. - Dialyse des glandes . La vascularisation n'a pas été représentée en 1 .



D. - REGRESSION DE LA GLANDULARISATION CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA

La dialyse de l'involucre peut s'accompagner d'une disparition partielle

ou totale des glandes (voir p. 118).

Figure 74 , 1.- Entre les apex normaux de deux bractées involucreales se trouvent deux demi-glandes ; l'une d'elles , très petite , pourvue d'un appendice rudimentaire , est normalement vascularisée par une trace foliaire latérale .

Figure 74, 2.- Dans cet exemple , la demi-glande très petite , dépourvue d'appendice , est nettement séparée de l'autre .

Figure 74 , 3.- Seule la trace foliaire (f_2), destinée à la deuxième demi-glande non différenciée , subsiste ; l'autre demi-glande (g_1) est normale . A gauche de la bractée , un appendice parenchymateux (a), non vascularisé , remplace une glande normale .

Figure 74 , 4.- L'avortement des glandes est total ; elles sont toutes remplacées par un appendice parenchymateux non vascularisé , entier ou bifide (voir fig. 98, 3, p. 118).

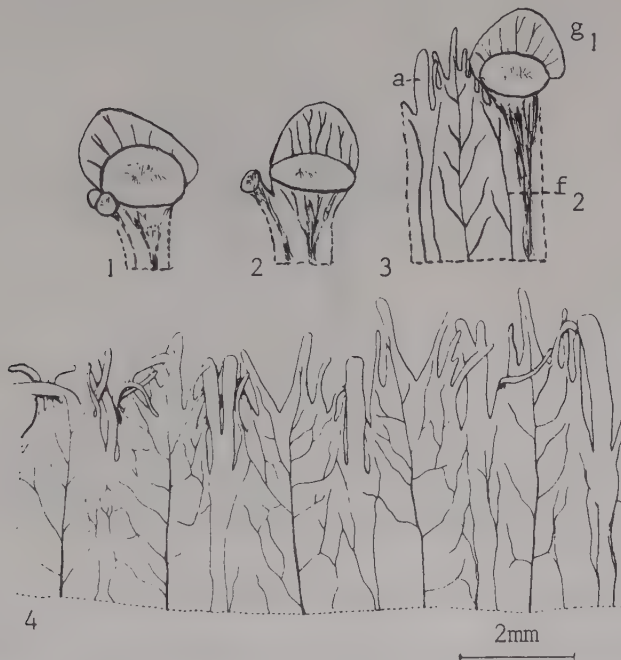


Figure 74.-*Euphorbia marginata*. Régression de la glandularisation. 1, 2, les glandes seules ont été représentées ; 3, une demi-glande (g_1) subsiste à droite de la bractée involucreale, à gauche , un appendice parenchymateux (a) remplace une glande normale ; 4, involucre dans lequel l'avortement des glandes est total .

E.-GLANDULARISATION DES LANGUETTES CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA (voir p. 88) .

F.-"HYPERGLANDULARISATION" DES GLANDES CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA

Figure 75 , 1.- Dans un involucre ouvert , on remarque successivement , de

gauche à droite , entre les bractées , une glande normale irriguée par deux

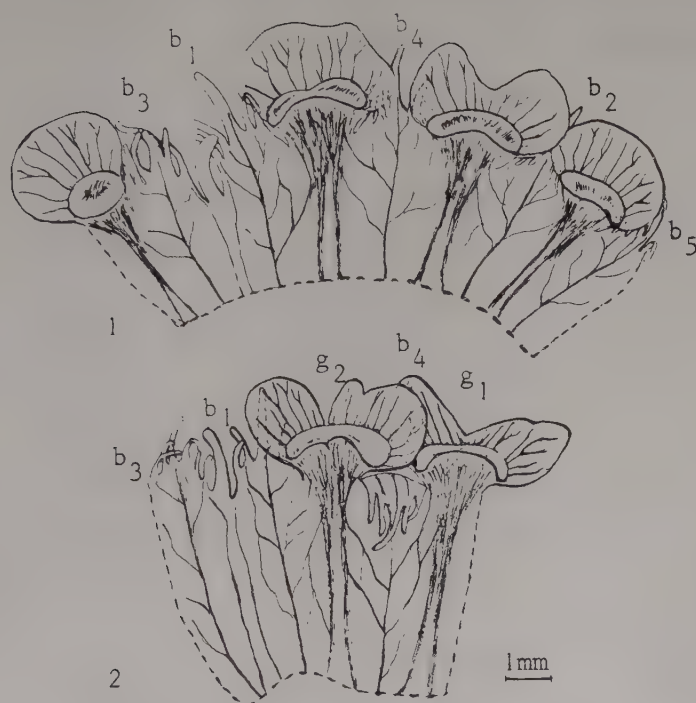


Figure 75.-*Euphorbia marginata*.-
"Hyperglandularisation" des glandes.
Voir explications dans le texte.

troncs vasculaires comprenant chacun 2 ou 3 faisceaux libéro-ligneux , un appendice filamenteux non vascularisé au-dessous duquel se trouvent les deux traces foliaires latérales des bractées adjacentes (2 ou 3 faisceaux libéro-ligneux par trace) , une glande plus large irriguée par deux troncs vasculaires comprenant chacun 6 à 8 faisceaux libéro-ligneux , une glande aussi large irriguée comme la précédente (appendice échancré) , enfin une glande normale dont les deux troncs vasculaires comprennent chacun 3 ou 4 faisceaux libéro-ligneux .

Figure 75 , 2.- Les deux traces foliaires irriguant ces deux glandes anormalement larges comprennent chacune 6 à 8 faisceaux libéro-ligneux ; l'un des appendices (g_1) est profondément échancré , l'autre est bifide (g_2) et l'on remarque un début de division de la glande .

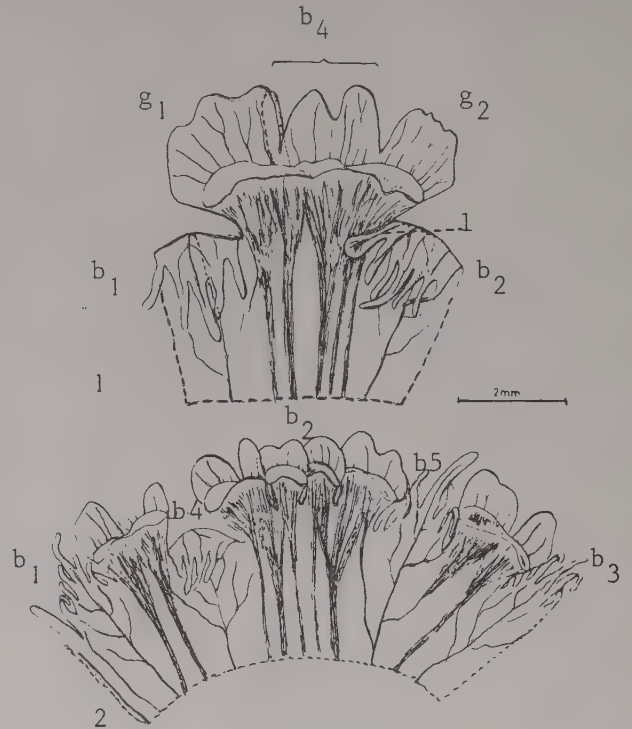
G.-GLANDULARISATION TOTALE DE L'APEX BRACTEAL CHEZ L'EUPHORBIA MARGINATA

Figure 76 , 1 .- Cette glande , extrêmement large , est irriguée par 5 troncs vasculaires : la nervure médiane de la bractée , ses deux nervures latérales et les nervures latérales des bractées adjacentes (b_1) et (b_2) . L'appendice pétaloïde est irrégulièrement découpé . Une languette latérale (l) de la bractée (b_2) , adjacente à la glande principale , montre un début de glandularisation ; de plus , à l'aisselle de cette glande anormalement développée se trouve une cyme de 4 fleurs mâles . Il s'agit donc ici de la

glandularisation totale d'une bractée involucre (b_4) pourvue des trois traces foliaires normales et axillant une cyme de fleurs mâles .

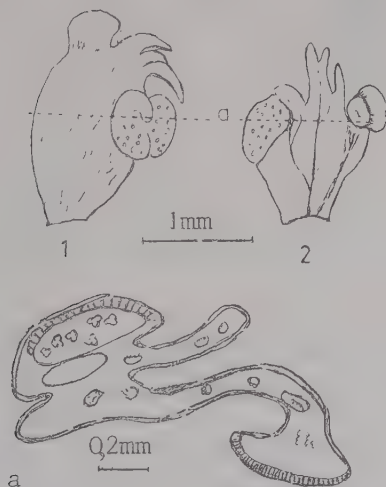
Figure 76 , 2 .- Là encore , la glandularisation complète d'une bractée semble évidente . Entre les bractées (b_4) et (b_5), l'involucre comprend 4 glandes appendiculées irriguées par des faisceaux vasculaires très ramifiés . Les languettes glandularisées de l'apex bractéal (b_2) se sont soudées irrégulièrement pour former ces glandes connées aux demi-glandes normales des bractées (b_4) et (b_5) .

Figure 76.- *Euphorbia marginata* . Différents stades de la glandularisation. Voir explications dans le texte .



2.-SEXUALISATION MALE CHEZ L' *EUPHORBIA MARGINATA*

Figure 77.-L'apex lacinié de cette bractée involucre est pourvu d'un côté



d'une glande appendiculée , de l'autre d'une demi-anthère fertile ; le sac pollinique dorsal se prolonge par un court appendice parenchymateux vascularisé . Sous la glande , le faisceau vasculaire est concentrique (protoxylème endarche) ; dans la région subapicale de la bractée , au niveau de la demi-anthère , 4 faisceaux vasculaires à bois adaxial irriguent la partie correspondant à l'appendice de la demi-anthère tandis qu'un cinquième est à bois abaxial , la structure est diplophylle (a) .

Figure 77.-*Euphorbia marginata*.- Sexualisation mâle d'une bractée. 1, face abaxiale; 2, face adaxiale; a, coupe transversale.

3.-SEXUALISATION FEMELLE CHEZ L'*EUPHORBIA MARGINATA*

Figure 78 , 1.-L'apex de cette bractée involucrelle pourvue de deux demi-glandes est découpé en trois languettes dont les deux latérales sont de nature stigmatique .

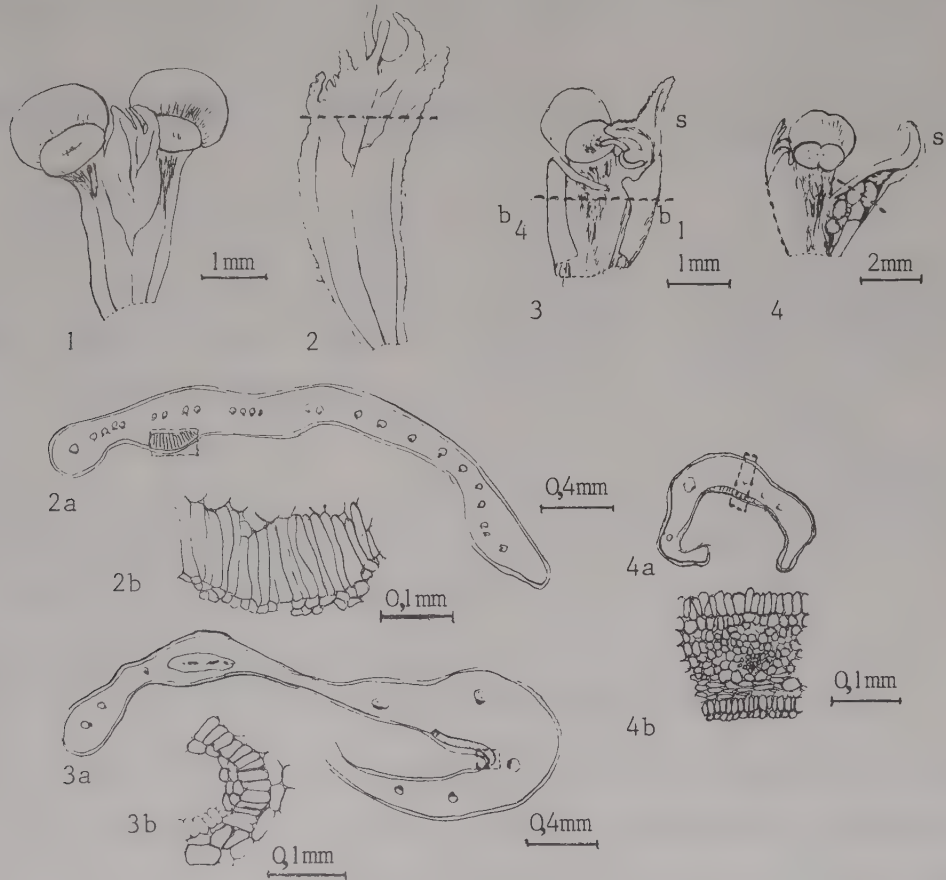


Fig.78.-*Euphorbia marginata*. -Sexualisation femelle des bractées involucrelles .1,2,3,4,voir explications dans le texte;2a,3a,4a, coupes transversales;2b,3b,4b,détails histologiques;s,stigmate.

Figure 78 ,2.-Cette pièce involucrelle , libre , dépourvue de glande , est laciniée à son apex . Les languettes marginales forment des appendices de nature stigmatique ; dans la région moyenne du limbe , une partie de l'assise sous-épidermique adaxiale est constituée par de très hautes cellules prismatiques (2a , 2b)caractéristiques de la paroi ovarienne normale .

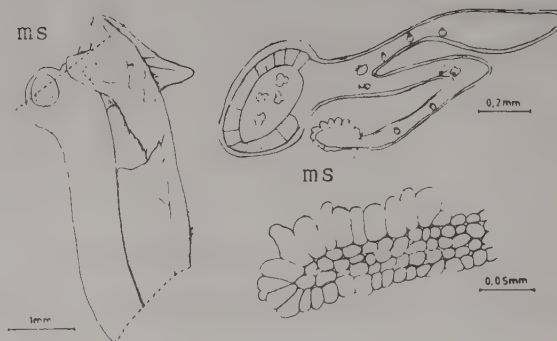
Figure 78 ,3.- Dans la région moyenne du limbe de la bractée involucrelle (b_1), la structure est celle d'une paroi ovarienne (assise sous-épidermique adaxiale de cellules prismatiques , $3a$, $3b$); l'apex de la bractée est terminé par deux languettes parenchymateuses et une branche stigmatique (s).

Figure 78 , 4.-La bractée involucrelle (b_1), qui axille trois fleurs mâles, se termine par un stigmate entier (s); la partie moyenne du limbe a une structure de paroi ovarienne ($4a$, $4b$).

4.-BRACTEES INVOLUCRALES HERMAPHRODITES CHEZ L'*EUPHORBIA MARGINATA*

Figure 79.- Cette bractée involucrelle est pourvue d'un côté d'une marge stigmatique (ms) irriguée par une trace foliaire latérale , de l'autre côté , d'un sac pollinique fertile indéhiscant .

Fig.79:-*Euphorbia marginata*.-a, bractée involucrelle hermaphrodite;b,coupe transversale;c,détail de la marge stigmatique(ms).



5.-VIRESCENCE DES BRACTEES INVOLUCRALES CHEZ L'*EUPHORBIA ESULA*

Nous avons pu établir une série de termes de transition entre une bractée involucrelle libre , pubescente à l'apex , munie de deux demi-glandes marginales, et une bractée entièrement foliacée dépourvue de tout caractère involucrel . Les différentes bractées étudiées proviennent d'involucres de cyathes virescents souvent prolifères .

Figure 80 ,1.- Cette bractée libre , à l'apex pubescent replié , est pourvue de deux demi-glandes marginales irriguées chacune par une trace foliaire latérale . La face adaxiale du limbe est pubescente sous les deux glandes .

Figure 80 ,2.- Une demi-glande subsiste ; la pubescence bimarginale du limbe est importante .

Figure 80 ,3.- La pubescence est limitée à la région apicale de la bractée ;

latéralement , au-dessus de la marge foliacée , glabre , anormalement développée et vascularisée , se différencie une demi-glande irriguée par une trace foliaire .

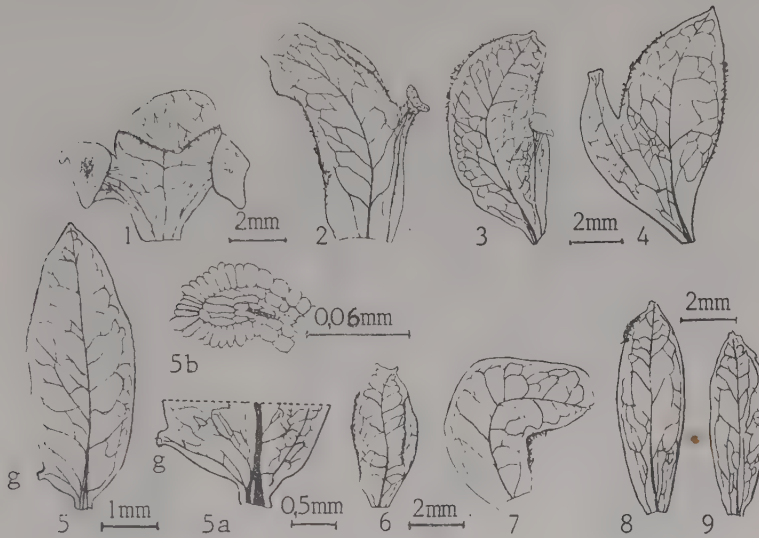


Fig.80.-*Euphorbia Esula*.- Termes de transition entre une bractée involucrelle munie de 2 demi-glandes marginales et une bractée dépourvue de tout caractère involucral. 5a, détail de 5 ; 5b, structure histologique de la glande g .

Figure 80 , 4.- Une glande rudimentaire , peu vascularisée , termine une zone marginale foliacée plus importante que dans l'exemple précédent et individualisée dans sa région supérieure .

Figure 80 , 5.- Dans la région basale de cette bractée entièrement glabre est différenciée une ébauche de glande très peu vascularisée (g) .

Figure 80 , 6.- La pubescence est encore bimarginale ; les glandes ont complètement disparu .

Figure 80 , 7 , 8 .- La pubescence unimarginale est de plus en plus réduite .

Figure 80 , 9.- Une véritable petite feuille entièrement glabre remplace une bractée involucrelle .

6.-BRACTEES INVOLUCRALES SURNUMERAIRES INSEREES SUR DES PEDONCULES DE CYATHES CHEZ L'*EUPHORBIA MARGINATA*

Sur les pédoncules de certains cyathes , au-dessus et au niveau des bractées dichasiales , des bractées surnuméraires à caractères involucraux plus ou moins nets axillent des cymes de fleurs mâles souvent anormales .

Figure 8I , 1.- Cette bractée , laciniée dans sa région subapicale , porte d'un côté une glande dépourvue d'appendice et irriguée à partir d'une trace foliaire latérale ; de l'autre côté , le limbe très développé est blanchâtre.

Figure 8I , 2.- La région apicale est laciniée de part et d'autre d'un lobe foliacé plus important . La glande marginale est appendiculée . Les marges inférieures sont pubescentes.

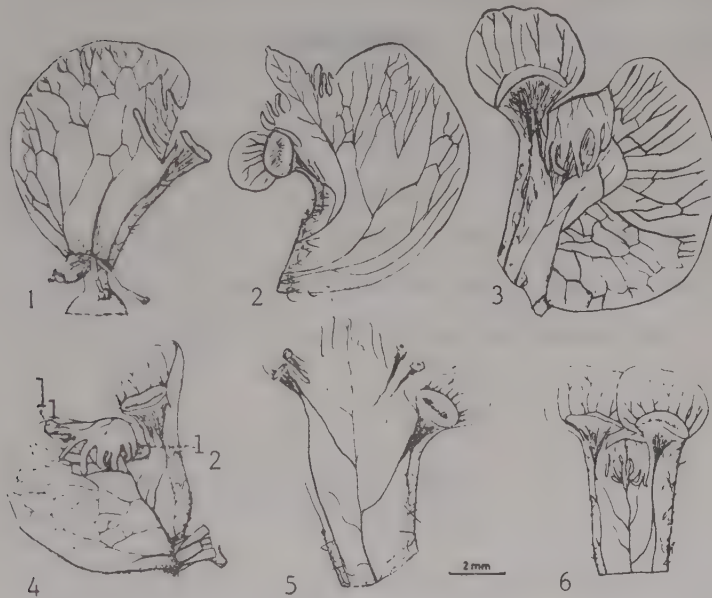


Fig. 8I.-*Euphorbia marginata*. - Différents types de bractées involucrelles surnuméraires. Voir explications dans le texte .

Figure 8I , 3.- Cette bractée, laciniée à l'apex , est pourvue , dans sa région subapicale , d'une glande appendiculée irriguée à partir d'une trace foliaire latérale et de deux ramifications de la nervure médiane . A droite , le limbe très développé , blanchâtre , replié , à nervation ouverte , rappelle un appendice de glande involucrelle.

Figure 8I , 4.- Les deux languettes apicales les plus

latérales (l_1) et (l_2) sont remplacées par deux glandes pédonculées abondamment vascularisées (ramifications de la nervure principale) .

Figure 8I , 5.- La glandularisation des languettes apicales est encore plus importante . On remarque de la base vers l'apex :

- 1, à droite , -une demi-glande appendiculée normale ,
-une petite glande munie d'un appendice rudimentaire ,
-une glande dépourvue d'appendice ;
- 2, à gauche , -une demi-glande appendiculée de petite taille , bien différenciée ,
-une petite glande dépourvue d'appendice .

Figure 81 , 6.- Cette bractée surnuméraire , qui axille une cyme de fleurs mâles , représente une véritable bractée involucrelle laciniée à l'apex et pourvue, dans sa région supérieure , de deux demi-glandes appendiculées normalement vascularisées ; une portion de cyathe est ainsi reconstituée .

Il est intéressant de signaler , dans la plupart de ces pièces , la disparition unilatérale ~~de la stipule~~ de la stipule insérée à la base de la marge laciniée et glandularisée .

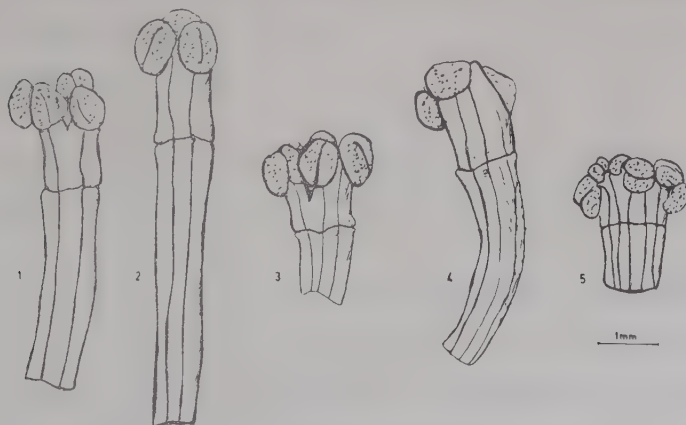
Nos observations prouvent donc l'homologie des bractées d'inflorescence et des bractées involucrelles ; la transition entre ces pièces est marquée par la réduction du limbe , sa différenciation en languettes latérales ou apicales , sa glandularisation marginale et par le développement d'une pilosité plus ou moins abondante jusqu'au niveau de l'insertion des glandes .

II.-ANOMALIES DES FLEURS MALES

Les anomalies intéressant les fleurs mâles sont de plusieurs types : fasciations , bourgeons développés sur le pédoncule floral , staminodes . La plupart de ces anomalies sont fréquentes au niveau des fleurs mâles les plus âgées appartenant à des cymes axillées par des bractées surnuméraires (voir p.87).

A.- Fasciations chez 1'*Euphorbia marginata*

Figure 82 , 1,2.- Deux fleurs sont coalescentes par les pédoncules et les



filets en 1 , par les pédoncules , les filets et les anthères en 2 (une demi-anthère est avortée) .

Figure 82 , 3.- Trois fleurs sont coalescentes par les pédoncules et les filets (dans la région inférieure , les 3 filets sont soudés ; dans la région supérieure , 2 filets

Fig.82.-*Euphorbia marginata*.-Fasciations de fleurs mâles.1,2, deux fleurs;3,4, trois fleurs;5,cinq fleurs.

100

sont soudés , le troisième est libre) ; les anthères sont libres .

Figure 82 , 4.- Trois fleurs mâles sont coalescentes par les pédoncules , les filets pubescents et les anthères (le nombre de sacs polliniques est réduit).

Figure 82 , 5.- Cinq fleurs mâles sont entièrement coalescentes ; une anthère et une demi-anthère sont avortées .

B.- Bourgeons développés sur le pédoncule floral mâle chez l'*Euphorbia marginata*



Sur les pédoncules anormalement pubescents de certaines fleurs mâles simples (fig.83 , 1) ou fasciées (fig.83 , 2 , 3) , on a pu observer de petites bractées axillant des bourgeons indifférenciés (1 , 2) ou différenciés en un jeune cyathe (3) .

Fig.83.-*Euphorbia marginata*.-Voir explications dans le texte .

C.- *Staminodes* chez l'*Euphorbia marginata* et l'*Euphorbia Lathyris*

La virescence des étamines se manifeste au niveau du connectif et des sacs polliniques .

EUPHORBIA MARGINATA

Les staminodes appartiennent le plus souvent aux fleurs les plus âgées de cymes surnuméraires (voir p. 87) ; les pédoncules floraux sont parfois fasciés (2 fleurs) .

Figure 84 , 1.- Le filet chlorophyllien , pubescent et replié en gouttière , de ce staminode est irrigué par un faisceau vasculaire concentrique . Les sacs polliniques rudimentaires indéhiscent renferment quelques grains de pollen . Le connectif chlorophyllien est aplati et découpé en trois languettes apicales blanchâtres . La partie foliacée du connectif est irriguée , d'un

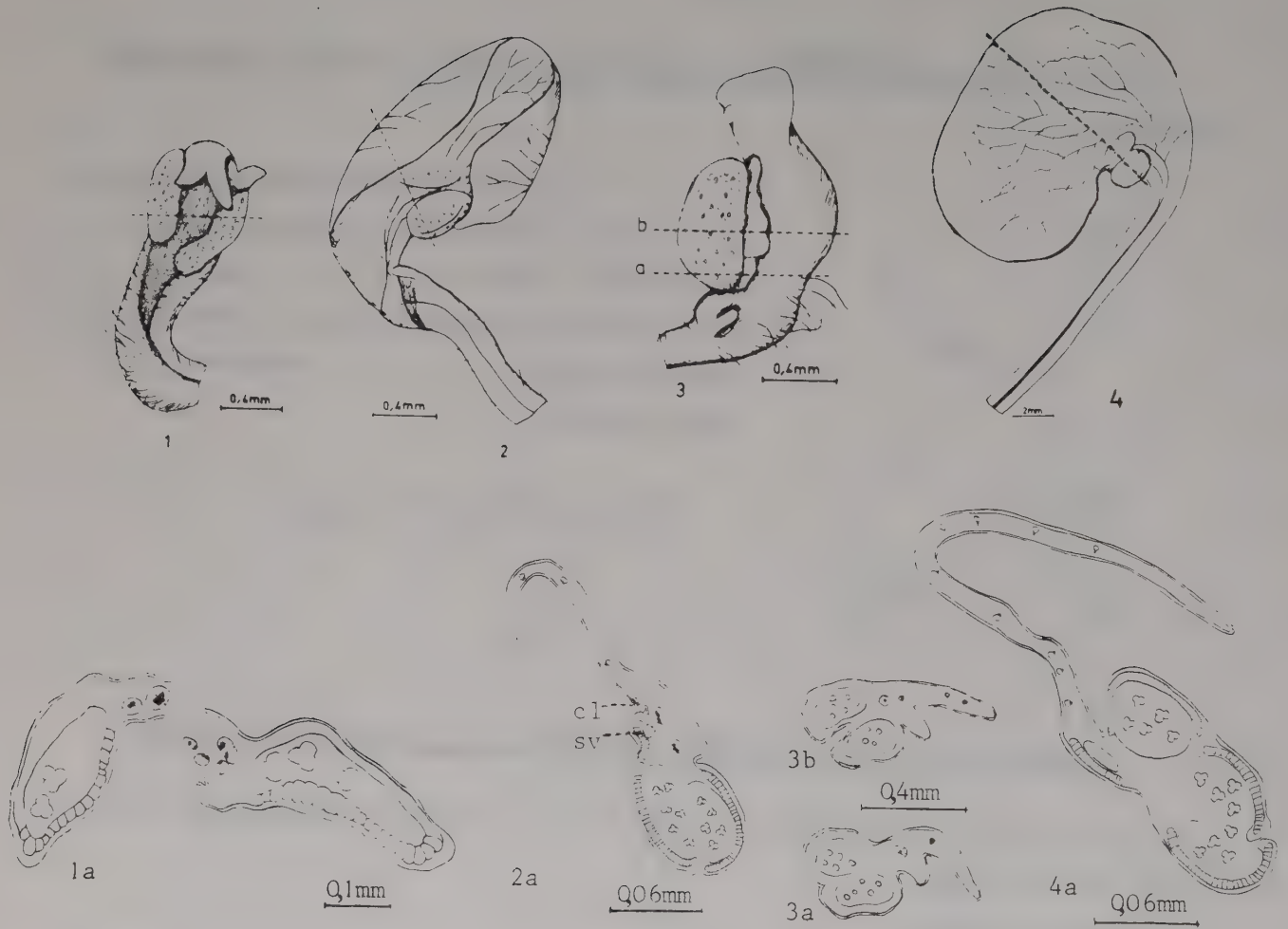


Fig.84.-*Euphorbia marginata* (1,2,3),*Euphorbia Lathyris* (4).-Différents types de staminodes . Coupes transversales (1a à 4a).
cl, cellules lignifiées; sv, sac pollinique vestigial.

côté , par deux faisceaux vasculaires concentriques , de l'autre , par un groupe de faisceaux destinés à la région apicale (1a).

Figure 84 , 2.- Le pédoncule floral terminé par ce staminode est cylindrique , anormalement pubescent et irrigué par un faisceau vasculaire concentrique . Le filet pubescent de l'étamine est foliarisé et parcouru par 3 faisceaux libéro-ligneux .L'anthère (2a)est fertile d'un côté (2 sacs polliniques réunis en une loge déhiscente) et stérile de l'autre (une lame dorsale pétaloïde et un sac pollinique ventral vestigial (sv) réduit à un massif cellulaire indifférencié en partie limité par une assise mécanique). Quelques cellules à ornements lignifiées (cl) subsistent à la face abaxiale de la lame dorsale pétaloïde irriguée par des faisceaux libéro-ligneux dorsi-ventraux .

Figure 84 , 3.- Une demi-anthère est fertile (2 sacs polliniques dorsi-ventraux) , l'autre moitié de la pièce est stérile (une lame pétaloïde dorsale et une étroite lame ventrale dépourvues de tout caractère sexuel). Un faisceau vasculaire concentrique irrigue la région centrale du connectif; des faisceaux latéraux à bois abaxial parcourent la lame dorsale (3a, 3b).

EUPHORBIA LATHYRIS

Figure 84 , 4.- Ce staminode est constitué par 3 sacs polliniques fertiles (2 sacs sont réunis en une loge déhiscente) ; un quatrième sac vestigial , en bordure duquel subsistent quelques cellules de l'assise mécanique , est prolongé par une lame pétaloïde dorsale très vascularisée (faisceaux libéro-ligneux à bois ventral) (4a).

III.- ANOMALIES DES FLEURS FEMELLES

Les anomalies intéressant les fleurs femelles sont de plusieurs types : différenciation de pièces surnuméraires sur le pédoncule floral , fasciations, méiomérie , pléiocarpie , virescence , gymnospermie , stérilisation et avortement .

A.- Différenciation de pièces surnuméraires sur le pédoncule floral femelle

Chez l'*Euphorbia marginata* , des pièces surnuméraires sont parfois

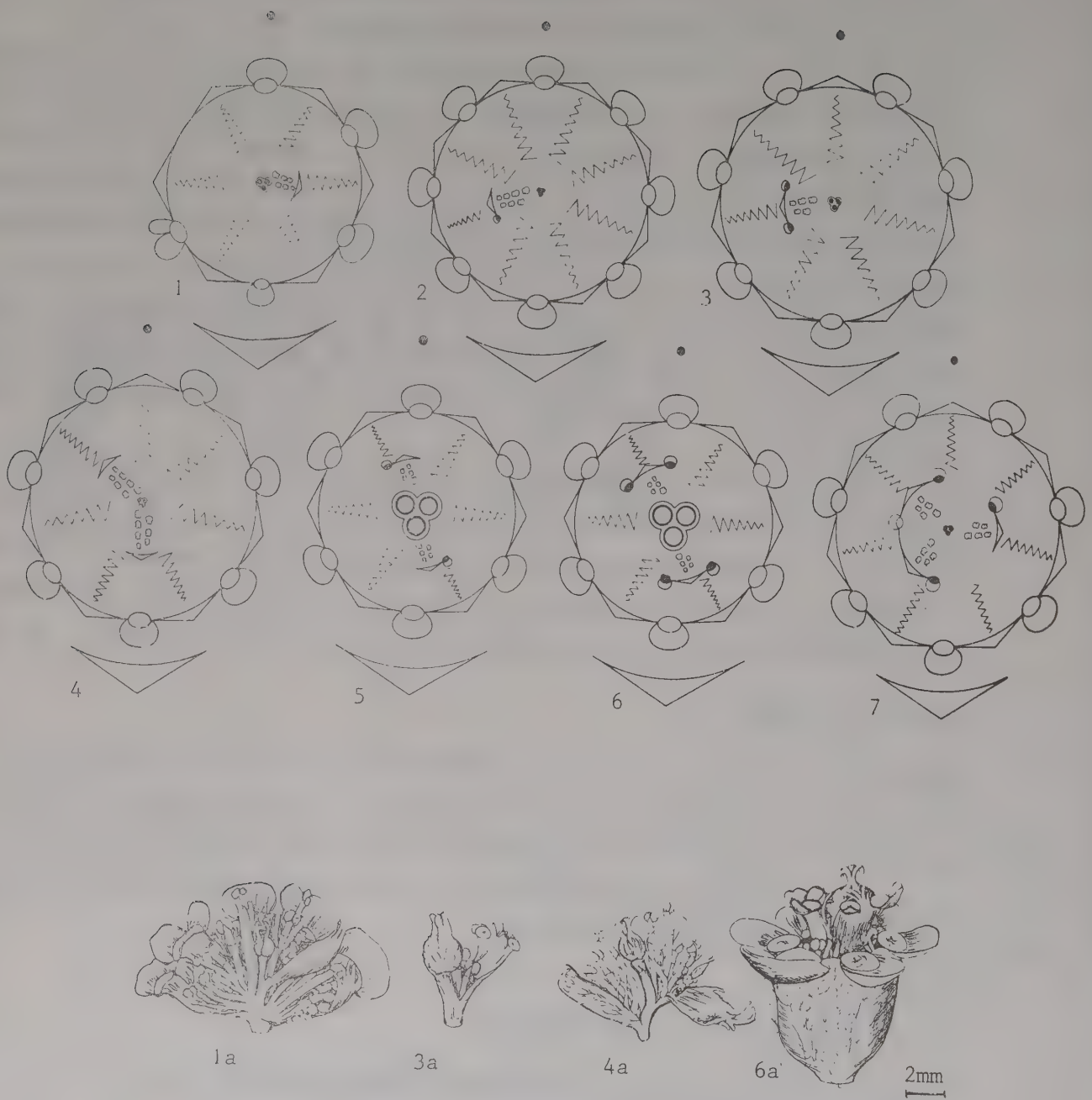


Fig. 85. - *Euphorbia marginata*. - Différenciation de pièces à caractères involucraux sur le pédoncule floral femelle. Voir explications dans le texte . 1 à 7 , diagrammes ; 1a, 3a, 4a, 6a, études morphologiques correspondant aux diagrammes 1, 3, 4, 6 .

insérées sur le pédoncule floral femelle , à l'intérieur de cyathes dont l'involucre est pléiomère . Ces pièces , libres ou unies entre elles , laciniées à l'apex , simples ou munies de glandes marginales et présentant parfois des caractères sexuels femelles , axillent généralement des fleurs mâles . Les fleurs femelles sont normales ou rudimentaires .

1.-INSERTION DE PIÈCES A CARACTÈRES INVOLUCRAUX CHEZ L'*EUPHORBIA MARGINATA*

Figure 85 , 1.- La pièce involucrale est laciniée à son apex et dépourvue de glande .

Figure 85 , 2.- Une glande marginale est visible .

Figure 85 , 3.- Les deux marges de la bractée sont munies d'une demi-glande appendiculée .

Figure 85 , 4.- De part et d'autre de la fleur femelle rudimentaire stérile du cyathe principal , mais à des niveaux différents , deux bractées involucrales , laciniées à leur apex et dépourvues de glandes , axillent une cyme de fleurs mâles .

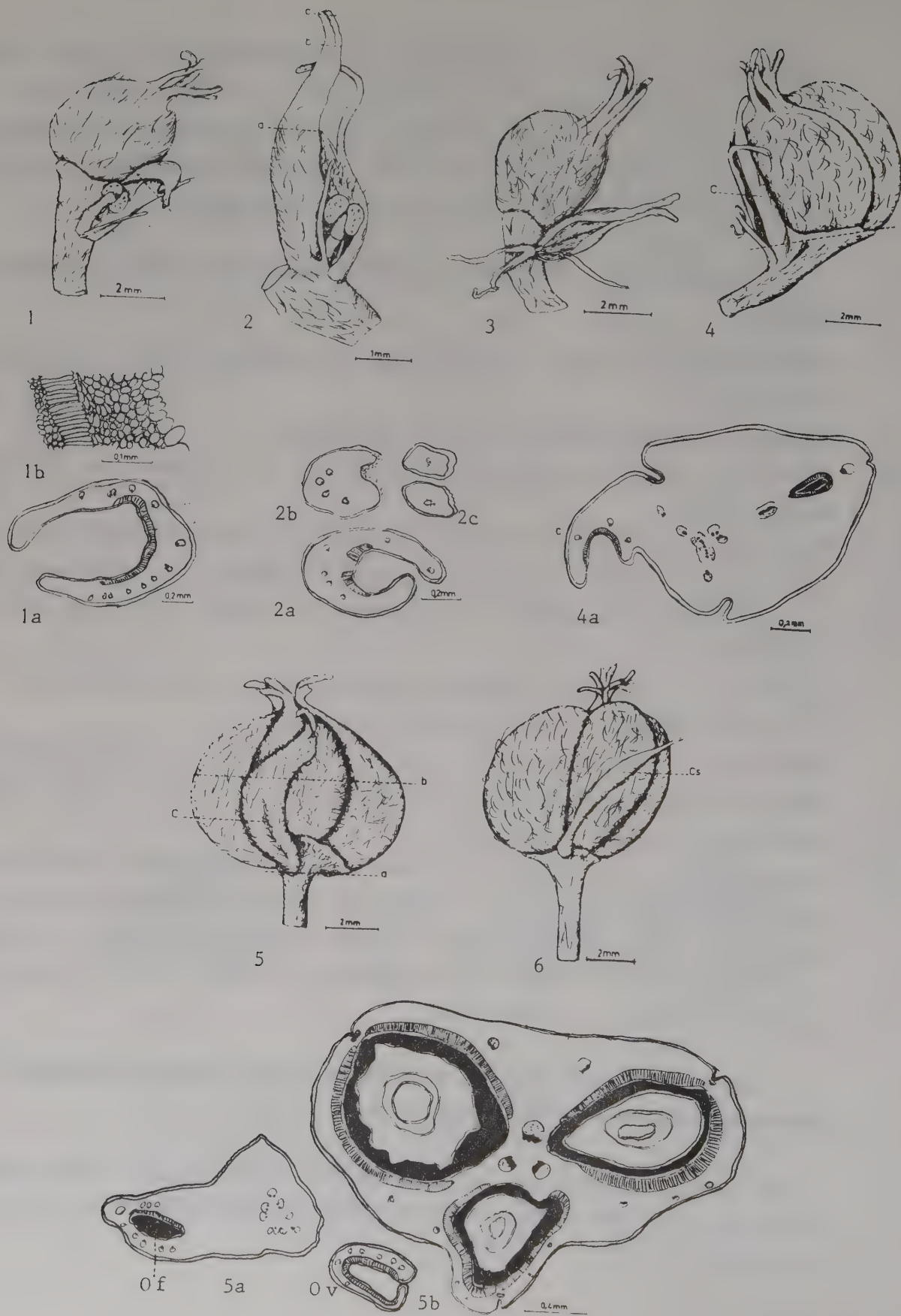
Figure 85 , 5.- Les deux bractées surnuméraires sont pourvues chacune d'une demi-glande marginale et axillent des fleurs mâles .

Figure 85 , 6.- Deux bractées , pourvues chacune de deux demi-glandes marginales et situées de part et d'autre de la fleur femelle du cyathe principal , simulent un deuxième involucre .

Figure 85 , 7.- Une bractée libre portant une demi-glande et deux bractées adnées portant chacune une demi-glande marginale et réunies à leur partie supérieure par une glande normale , axillent chacune une cyme de fleurs mâles et simulent , là encore , un deuxième involucre ; la fleur femelle du cyathe principal est rudimentaire .

2.-INSERTION DE PIÈCES A CARACTÈRES SEXUELS FEMELLES DOMINANTS CHEZ L'*EUPHORBIA MARGINATA* ET L'*EUPHORBIA ESULA*

Les pièces à caractères sexuels femelles dominants sont généralement insérées dans la région supérieure du pédoncule floral femelle , à proximité du gynécée .



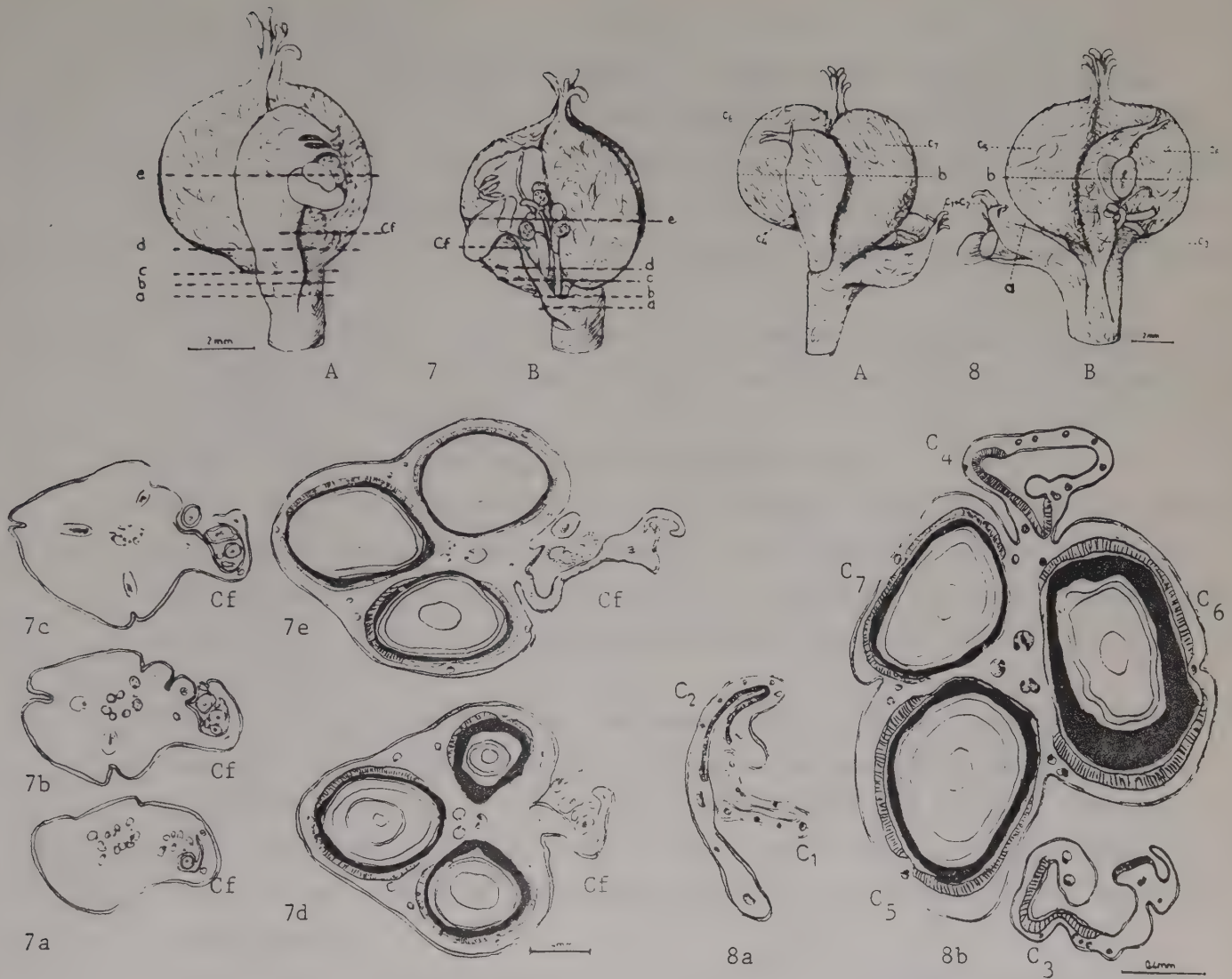


Fig.86.-*Euphorbia marginata*.-Pièces à caractères sexuels femelles dominants , différenciées sur le pédoncule floral femelle .Voir explications dans le texte .1a,1b,2a à 2c,4a,5a,5b,7a à 7d,8a,8b, structures histologiques correspondantes.2,le gynécée de la fleur femelle n'a pas été représenté;7,la pièce surnuméraire est vue par sa face abaxiale(A)et adaxiale(B);8,le gynécée est représenté sur ses faces latérales.

EUPHORBIA MARGINATA

Figure 86 ,1.- Cette pièce foliacée , pourvue d'une languette marginale , axille trois fleurs mâles . Dans la région moyenne du limbe , des cellules prismatiques sous-épidermiques adaxiales (*1a* , *1b*) rappellent la structure de la paroi ovarienne normale . Dans la région supérieure , le limbe réduit est de nature stigmatique ("tissu conducteur" amylofère et papilles adaxiales) .

Figure 86 ,2.- Cette pièce , très voisine de la précédente , se termine par un style (*2b*) et un stigmate divisé à son extrémité (*2c*); elle axille une fleur mâle et sa bractéole .

Figure 86 ,3.- Ici le stigmate est nettement bifide .

Figure 86 ,4.- Cette pièce , véritable carpelle ouvert (*C*) terminé par un style et un stigmate entiers , pourvue d'une languette latérale , insérée immédiatement sous le réceptacle floral , est en partie adnée , par sa face abaxiale , à la paroi ovarienne du gynécée tricarPELLÉ ; elle axille une fleur mâle avortée .

Figure 86 ,5.- Ce carpelle surnuméraire (*C*) , stérile , ouvert , inséré comme dans l'exemple précédent , est en partie adné à la paroi ovarienne du gynécée tricarPELLÉ (côté abaxial de l'une de ses marges). L'ovaire (*Of*) fermé dans la région inférieure (*5a*) , s'ouvre dans la région moyenne (*Ov*) (*5b*) et se termine par un stigmate anormal (une branche et un bourrelet stigmatiques) .

Figure 86 ,6.- Quatre carpelles fertiles sont normalement connés par les ovaires ; un cinquième carpelle stérile (*Cs*) , libre , à style et stigmate entiers , est inséré légèrement sous le réceptacle floral .

Figure 86 , 7.- Sous le bourrelet périnthaire de cette fleur femelle , une pièce foliacée (*Cf*) intermédiaire entre une bractée involucrelle et un carpelle axille trois fleurs mâles (*7a* à *7b*) . L'apex est lacinié , la marge libre est pourvue d'une demi-glande appendiculée . L'autre marge , en partie adnée à la paroi ovarienne du gynécée normal , est terminée par une branche stigmatique .

Figure 86 , 8.- Quatre carpelles surnuméraires anormaux sont insérés sous les trois carpelles normaux de ce gynécée pléiocarpe . Deux carpelles

stériles (C_1 , C_2) (8_a), connés par leurs marges à la base, forment une urne en partie adnée au pédoncule floral par sa face abaxiale. Le carpelle (C_1), lacinié à l'apex, est pourvu d'un côté, d'une glande appendiculée, de l'autre, d'un appendice stigmatique; le carpelle (C_2) est terminé par un stigmate bifide. Le carpelle (C_3), ouvert, pourvu d'une demi-glande marginale appendiculée ($8b$), terminé par un stigmate bifide, est en partie adné par sa face abaxiale à la ligne de suture des carpelles (C_5) et (C_6); il axille 4 fleurs mâles et leurs bractéoles. Le carpelle (C_4), fermé, stérile ($8b$), terminé par un stigmate bifide et une languette, situé entre les carpelles (C_6) et (C_7), est inséré immédiatement sous le réceptacle floral.

EUPHORBIA ESULA

Figure 87.-Sous un gynécée tétramère (deux carpelles fertiles et deux carpelles stériles), le pédoncule floral femelle porte une pièce foliacée (F) repliée; la structure histologique du limbe, dans la région basale, est caractéristique d'une paroi ovarienne normale (b , c , d); l'apex est de nature stigmatique.

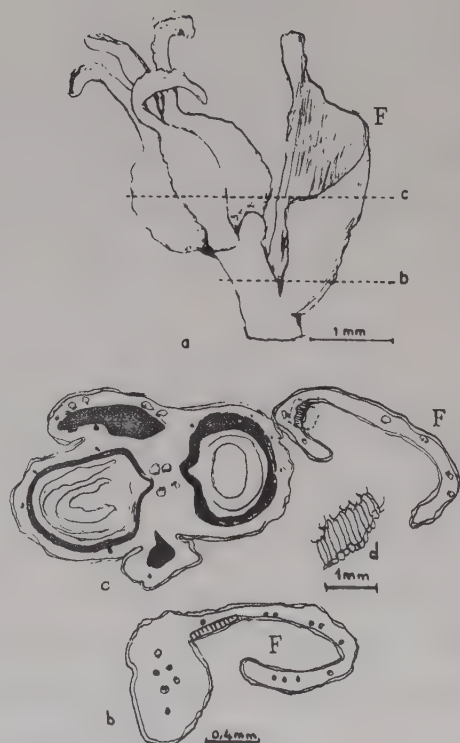


Fig. 87.-*Euphorbia Esula*.- Pièce à caractère femelle (F) insérée sous un gynécée tétramère (a); coupes transversales (b, c); détail histologique de c (d).

B.-Fasciations

(voir p. 77)

C.-Méiomérie chez l'*Euphorbia marginata* et l'*Euphorbia Lathyris*

Figure 88 , 1 , 2 .- Ces gynécées sont composés de deux carpelles fertiles antéro-postérieurs . Chez l'*Euphorbia Lathyris* , le deuxième carpelle est souvent stérile .



Fig.88.-*Euphorbia marginata* (1,3), *Euphorbia Lathyris* (2).Gynécées méio-mères.3a,coupe transversale du gynécée 3 .

Figure 88 , 3.- Dans ce gynécée , deux carpelles fertiles (C_1 , C_2) sont normalement connés par les ovaires ; un troisième carpelle virescent (C_3), ouvert , stérile , adné par sa face abaxiale au carpelle (C_1), est inséré sous le bourrelet périnthaire , ses marges sont stigmatique d'un côté , glandulaire de l'autre .

D.- Pléiocarpie

Il existe plusieurs types de pléiocarpie :

- une *pléiocarpie complémentaire* (le gynécée tend vers le type 5 caractéristique de l'involucre du cyathe et du nombre de cymes de fleurs mâles) ,
- une *pléiocarpie supplémentaire* (le nombre des carpelles est supérieur à 5),
- une *pléiocarpie par prolifération de carpelles surnuméraires* au-dessus d'un gynécée de premier ordre qui peut être normalement syncarpe ("proliférations fructipares" de MOQUIN-TANDON, 101 , "proliférations médianes endocarpiques" de GODRON, 65 , "accrescence centripète" du gynécée de VUILLEMIN , 133) ou entièrement virescent et formé de carpelles stériles , foliacés , libres ("proliférations médianes anthogéniques" de GODRON , 65) .

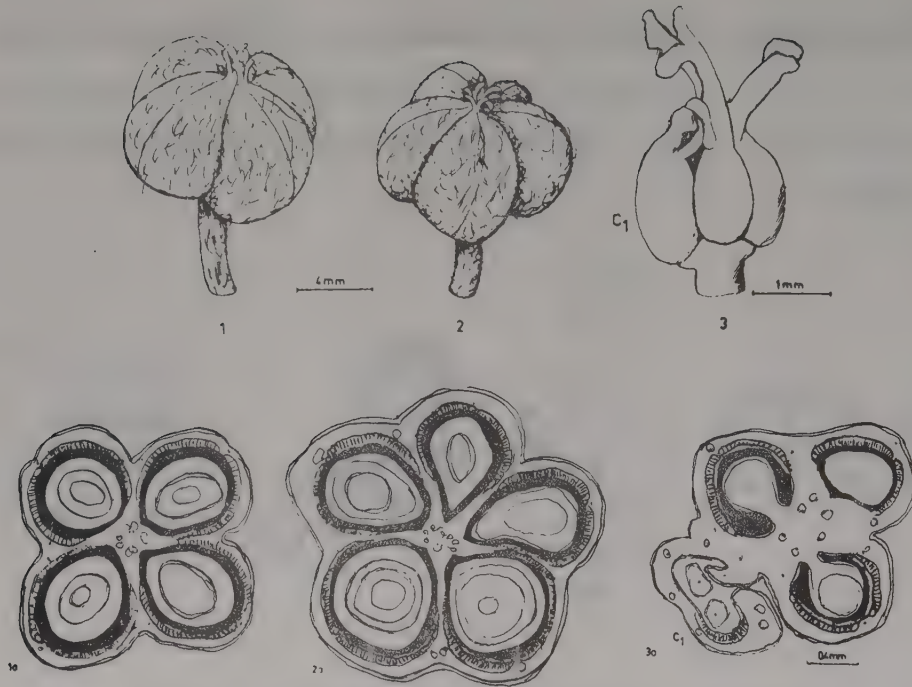


Fig. 89.-*Euphorbia marginata* (1,2), *Euphorbia Esula* (3).-Pléiocarpie complémentaire : 4 carpelles (1 , 3) ; 5 carpelles (2). 1a à 3a , coupes transversales .

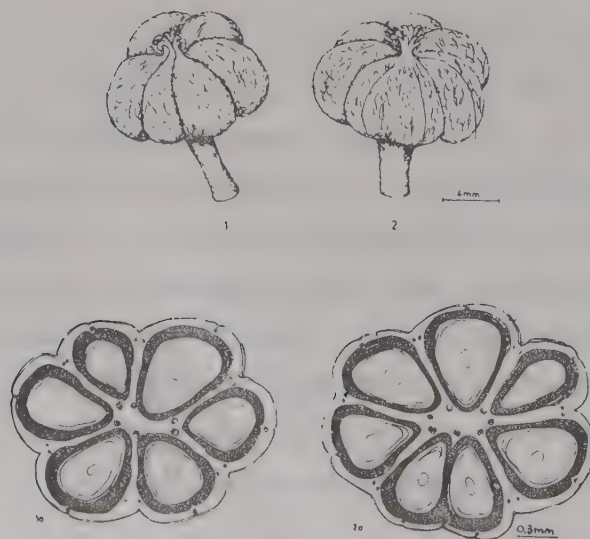


Fig. 90.-*Euphorbia marginata*.-Pléiocarpie supplémentaire: 6 carpelles (1), 7 carpelles (2) . 1a, 2a, coupes transversales .



Fig. 91.-*Euphorbia marginata*. - Gynécées prolifères syncarpes .3a,4a,4b,coupes transversales des gynécées 3 et 4 .

1.-PLEIOCARPIE COMPLEMENTAIRE CHEZ L'*EUPHORBIA MARGINATA* ET L'*EUPHORBIA ESULA*

EUPHORBIA MARGINATA

Figure 89 , 1 , 2 .- Ces deux gynécées sont respectivement composés de 4 et 5 carpelles fertiles normalement connés .

EUPHORBIA ESULA

Figure 89 , 3.- Ce gynécée est composé de 4 carpelles dont 3 sont fertiles. Le carpelle (C_1), stérile , est ouvert dans sa partie supérieure ; l'apex pubescent (caractère involucral) est flanqué de chaque côté d'une branche stigmatique .

2.-PLEIOCARPIE SUPPLEMENTAIRE CHEZ L'*EUPHORBIA MARGINATA*

Figure 90.-Ces deux gynécées sont composés respectivement de 6 et 7 carpelles fertiles .

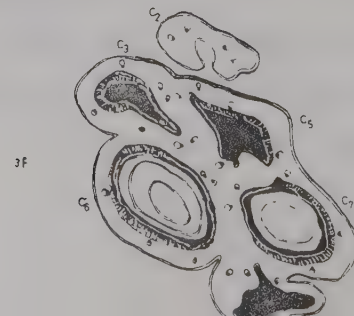
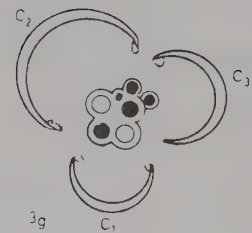
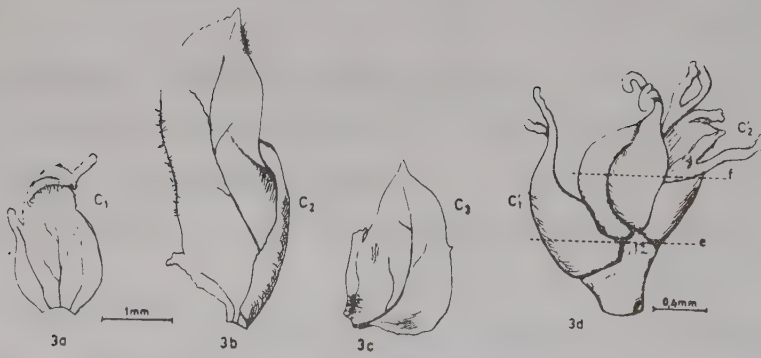
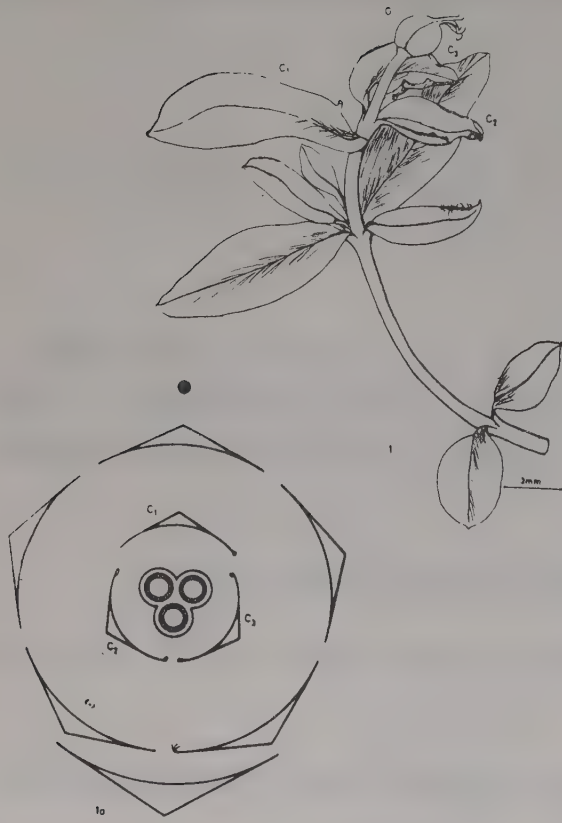
3.-PLEIOCARPIE PAR PROLIFIGATION DE CARPELLES CHEZ L'*EUPHORBIA MARGINATA* ET L'*EUPHORBIA ESULA*

A.-GYNECEE PROLIFERE NORMALEMENT SYNCARPE CHEZ L'*EUPHORBIA MARGINATA*

Dans les exemples suivants , les gynécées prolifères sont déjà caractérisés par une pléiocarpie complémentaire .

Figure 91 , 1.- Le gynécée prolifère de premier ordre comprend 4 carpelles fertiles et un carpelle stérile (C_s), ouvert , terminé par un stigmate bifide, et en partie adné , par sa face abaxiale , à la paroi ovarienne du carpelle (C_2). Au-dessus de ce gynécée , deux carpelles stériles connés entre eux constituent le gynécée de second ordre (G_2) .

Figure 91 , 2. , 3 .- Les gynécées de premier ordre, composés de 5 carpelles fertiles normaux ($3a$), sont surmontés d'un gynécée de deuxième ordre , bicarpellé et stérile (2), tricarpellé (3) (2 carpelles stériles et un carpelle fertile) .



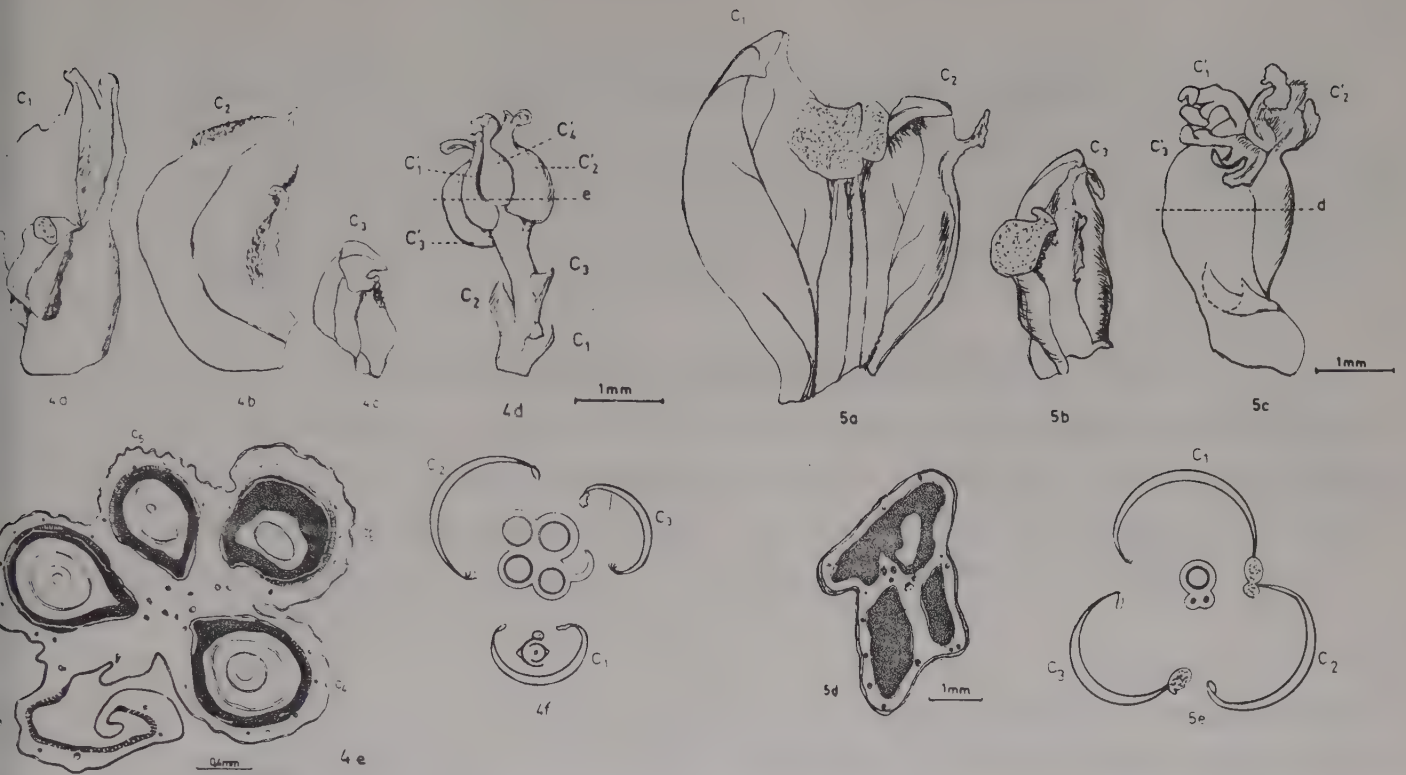


Fig. 92.-*Euphorbia Esula*.-Gynécées prolifères virescents .

-1,2,cyathes virescents à fleurs femelles prolifères;1a, diagramme du cyathe 1 ;2a,2b,carpelles virescents de premier ordre du cyathe 2 ; 2c,diagramme de la fleur femelle prolifère du cyathe 2.

-3a,3b,3c,carpelles virescents de premier ordre;3d,gynécée de second ordre;3e,3f,coupes transversales;3g,dia-gramme de la fleur femelle prolifère.

-4a,4b,4c,carpelles virescents de premier ordre;4d,gynécée de second ordre;4e,coupe transversale;4f,diagramme de la fleur femelle prolifère.

-5a,5b,carpelles virescents de premier ordre;5c,gynécée de second ordre;5d,coupe transversale;5e,diagramme de la fleur femelle prolifère.

Figure 91 , 4.- Ce gynécée pléiocarpe comprend 8 carpelles . Un carpelle fertile (C_1) est inséré sous le bourrelet périanthaire à l'extrémité du pédoncule floral . Cinq carpelles fertiles constituent un gynécée de premier ordre prolifère (4a) surmonté par un gynécée bicarpellé (4b) (un carpelle fertile et un carpelle stérile) .

B.-GYNECEE PROLIFERE VIRESCENT CHEZ L'EUPHORBIA ESULA

Les exemples suivants ont été observés dans des cyathes virescents . Au-dessus d'un involucre dialyphylle stérile , l'axe porte parfois des pièces foliacées , pubescentes ou non , insérées en spirale , suivies des trois carpelles virescents de la fleur femelle prolifère et se termine par un gynécée de second ordre en partie fertile .

Figure 92 , 1.- Trois pièces foliacées (C_1 , C_2 , C_3), munies sur les marges d'un bourrelet de nature stigmatique et presque insérées au même niveau , représentent les trois carpelles virescents de la fleur femelle devenue prolifère ; le gynécée de second ordre (G) est normal .

Figure 92 ; 2.- Le gynécée de premier ordre est formé de 4 carpelles (pléiocarpie complémentaire) virescents , ouverts , stériles , axillant de jeunes cyathes rudimentaires . Le carpelle (C_1) se termine par un stigmate bifide ; le carpelle (C_3) (paroi ovarienne typique , apex foliacé pubescent) porte d'un côté une glande , de l'autre une branche stigmatique . Les carpelles (C_2) et (C_4), adnés par une de leurs marges , sont foliacés et pubescents à l'apex ; l'un (C_2) est pourvu de deux branches stigmatiques latérales , l'autre (C_4) de deux glandes marginales (un appendice stigmatique est différencié sur la glande (g_4)). Le gynécée de second ordre (G) est tricarpellé et fertile .

Figure 92 , 3.- Le gynécée de premier ordre , virescent , est tricarpellé ; sur les marges du carpelle (C_1), foliacé , à l'apex pubescent , sont différenciés deux appendices stigmatiques ; les deux marges du carpelle (C_2) (région basale) et l'une des marges du carpelle (C_3) (région moyenne) sont de nature stigmatique (bourrelet et appendice) . L'axe se termine par un gynécée composé de 5 carpelles stériles et de 2 carpelles fertiles (pléiocarpie supplémentaire) ; les carpelles (C'_1) et (C'_2) , ouverts

dans la région apicale , se terminent par un apex foliacé , pubescent et par deux branches stigmatiques .

Figure 92 , 4.- Le gynécée de premier ordre , virescent , est constitué de 3 carpelles foliacés . Les deux marges du carpelle (C_1) sont stigmatiques (l'une forme un appendice , l'autre un bourrelet) ; ce carpelle axille un bourgeon indifférencié dont l'une des feuilles est pourvue d'une glande marginale. Les marges du carpelle (C_2) sont pubescentes dans la région apicale , l'une d'entre elles est de nature stigmatique (bourrelet terminé par un court appendice) . L'une des marges du carpelle (C_3) est pubescente à sa partie supérieure , l'autre , de nature stigmatique , forme un bourrelet granuleux prolongé par un court appendice (a) . A l'extrémité de l'axe , le gynécée de second ordre est composé de 5 carpelles (4 fertiles , 1 stérile ouvert) .

Figure 92 , 5.- Le gynécée prolifère est composé de trois carpelles ouverts stériles . Les carpelles (C_1) et (C_2) sont adnés par une de leurs marges (une demi-glande est différenciée au-dessus de la ligne de suture) ; la marge libre du carpelle (C_2) est de nature stigmatique . L'une des marges du carpelle (C_3) est pourvue d'une demi-glande , l'autre est de nature stigmatique . Les trois carpelles du gynécée de deuxième ordre sont unis par les ovaires ; les carpelles (C'_2) et (C'_3) , stériles , sont terminés par un apex foliacé pubescent flanqué de deux branches stigmatiques , le carpelle (C'_1) est normal .

(Voir aussi p.124 et 127)

E.-Virescences

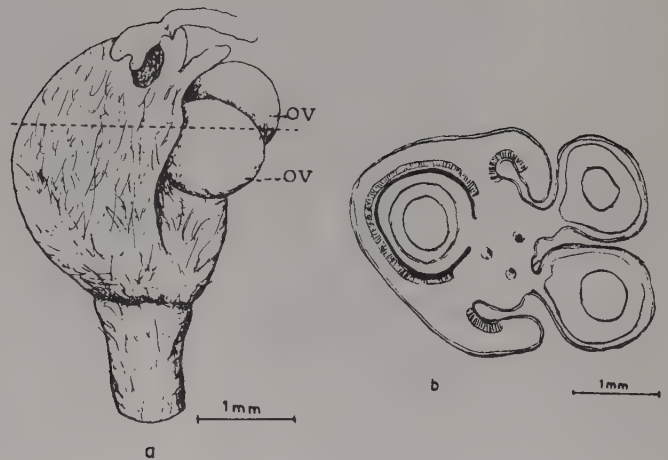
De nombreux exemples sont décrits chez l'*Euphorbia Esula* (voir p.105).

F.-Gymnospermie chez l'*Euphorbia marginata*

Figure 93.- Les trois carpelles de ce gynécée sont fertiles ; l'un d'eux est normal , les deux autres, ouverts à la base des styles , sont pourvus chacun d'un ovule inséré dans la région apicale et pendant à l'extérieur de la loge .

(Voir aussi p.112)

Fig. 93. - *Euphorbia marginata*. -
Gymnospermie. Deux ovules (ov)
pendants à l'extérieur de la
loge (a), structure histolo-
gique (b).



G. - Stérilisation

(Voir p. 72, 75, 119, 122, etc.)

H. - Avortement

(Voir p. 72, 75)

IV. - "FLEURS HERMAPHRODITES"

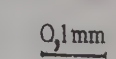
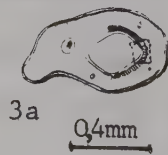
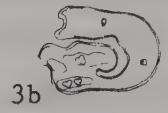
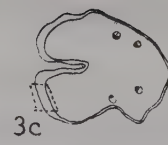
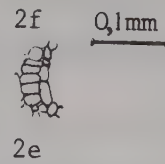
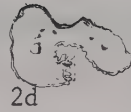
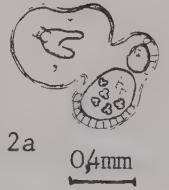
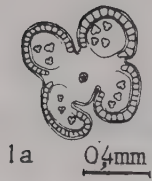
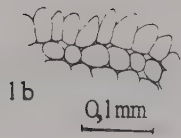
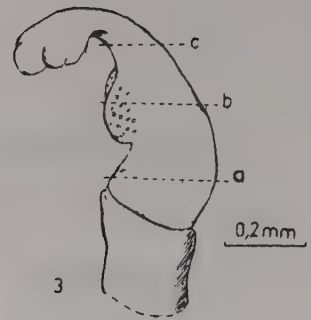
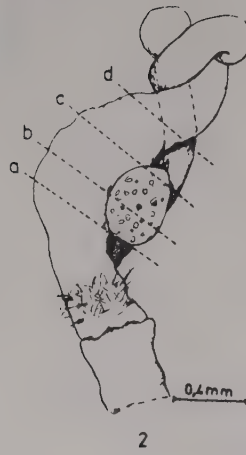
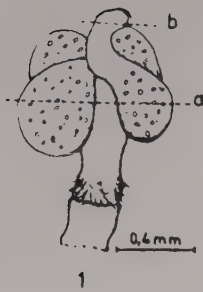
Nous avons observé des "fleurs hermaphrodites" chez l'*Euphorbia marginata* et l'*Euphorbia Esula* : étamines à caractères femelles , carpelles à caractères mâles plus ou moins dominants .

A. - Étamines à caractères femelles

Plusieurs stades de sexualisation femelle ont été observés au niveau de fleurs mâles simples ou fasciées chez l'*Euphorbia Esula* .

Figure 94 , 1. - L'anthère de cette étamine est formée de 4 sacs polliniques (1a) indéhiscents (les cellules de l'assise mécanique sont faiblement lignifiées); l'un des sacs dorsaux se prolonge par un appendice cylindrique courbe à épiderme papilleux stigmatique (1b) .

Figure 94 , 2. - Cette fleur "hermaphrodite", insérée à la place d'une fleur mâle , est formée d'un "ovaire" pubescent, reconnaissable à la présence de quelques cellules sous-épidermiques (2a) caractéristiques , au-dessus duquel



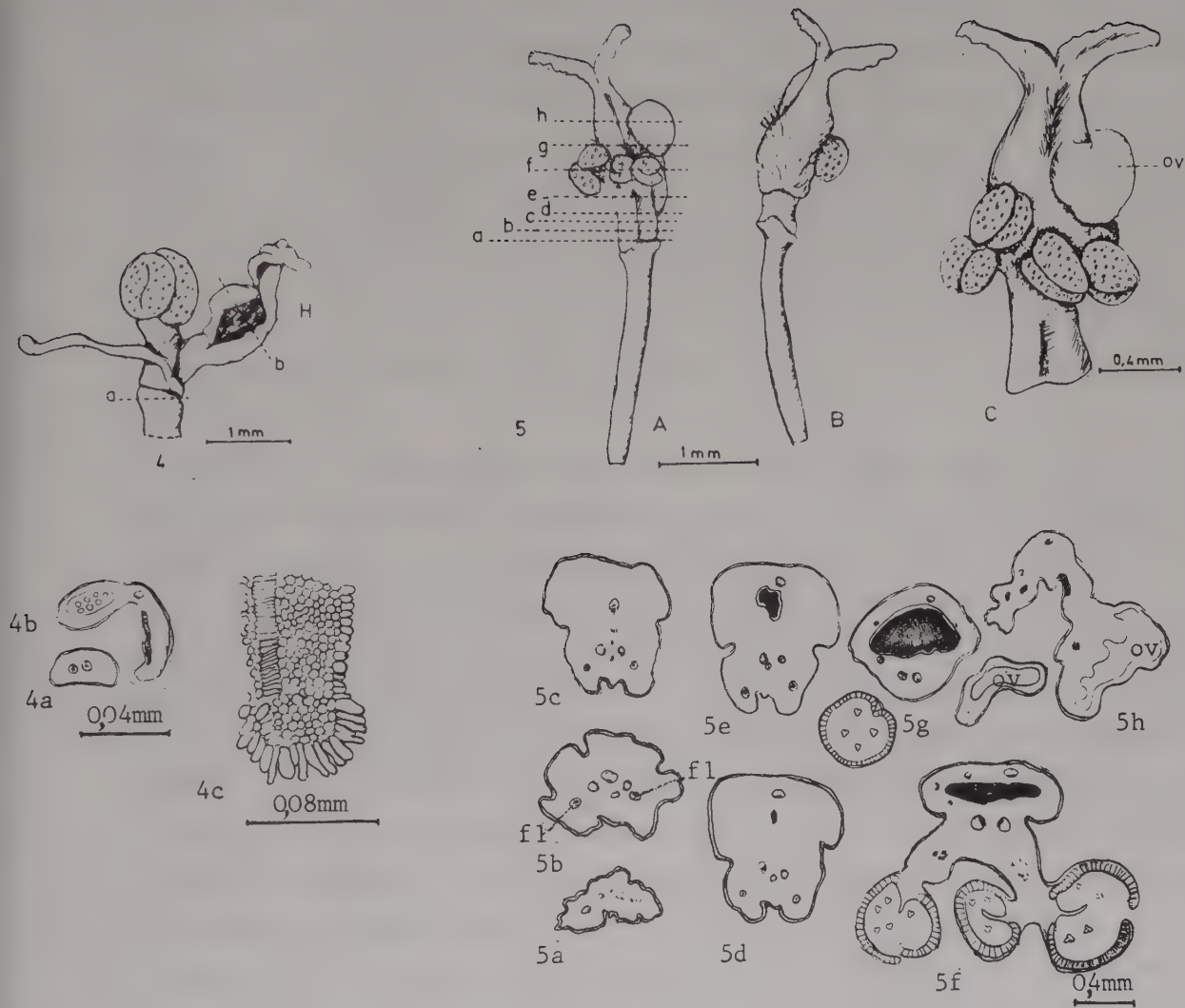


Fig.94.-*Euphorbia Esula* .-Etamines à caractères
femelles et structures histologiques correspon-
dantes : Voir explications dans le texte ; ov,
ovule ; fl , faisceau latéral ; H , pièce her-
maphrodite ; 7 , face abaxiale (A), face ada-
xiale (B) , détail (C) .

on retrouve une structure d'anthère (deux sacs polliniques ventraux et un sac pollinique dorsal) (2b); le deuxième sac pollinique dorsal , puis toute la lame dorsale forment le style (2c , 2d) qui se termine par un stigmate bifide dont les deux branches sont enroulées en hélice .

Figure 94 , 3.- Au-dessus d'un filet staminal très court , renflé et pubescent , se différencie, à la place du connectif et d'un sac pollinique dorsal , un "ovaire" (assise interne sous-épidermique de cellules prismatiques) (3a); les deux sacs polliniques ventraux et le sac pollinique dorsal sont indéhiscent (il n'y a pas d'assise mécanique) (3b); toute la lame dorsale contribue ensuite à la formation du style qui se termine par un stigmate entier (3c).

Figure 94 , 4.- Les pédoncules de deux fleurs mâles sont fasciés (4a), l'un d'eux porte une pièce hermaphrodite (H). Le filet , d'abord cylindrique et creux , s'ouvre en une lame chlorophyllienne à structure dorsi-ventrale , l'une des marges est occupée par un sac pollinique fertile mais il n'existe pas d'assise mécanique ; l'autre marge présente un bourrelet de nature stigmatique , riche en amidon et dont les cellules épidermiques émettent des papilles ; sous l'épiderme adaxial , dans la région médiane correspondant au connectif , de grandes cellules prismatiques rappellent celles de la paroi ovarienne (4b). La pièce se termine par un style et un stigmate entier, creusés d'un sillon médian . Un filament pubescent , parenchymateux , se détache du filet de l'étamine normale au niveau de la pièce hermaphrodite .

Figure 94 , 5.- Cette "fleur hermaphrodite" correspond à la fasciation de trois fleurs mâles , l'une des étamines est remplacée par un carpelle . Six faisceaux libéro-ligneux irriguent la base des filets (5a) : 2 faisceaux concentriques latéraux (fl) correspondent aux 2 étamines normales (fleurs mâles) tandis que dans la région centrale , les 4 faisceaux destinés au carpelle se disposent radialement (bois endarche) (5b). La différenciation du carpelle s'accompagne d'une nouvelle répartition vasculaire (5c , 5d , 5e) : les faisceaux de la nervure médiane carpellaire s'écartent de la région centrale où ne subsistent que les faisceaux des marges ovariennes ; puis les anthères s'individualisent (5f) ; la paroi ovarienne est vascularisée . Au-dessus des anthères , l'ovaire encore fermé (5g) s'ouvre (5h) sous le style

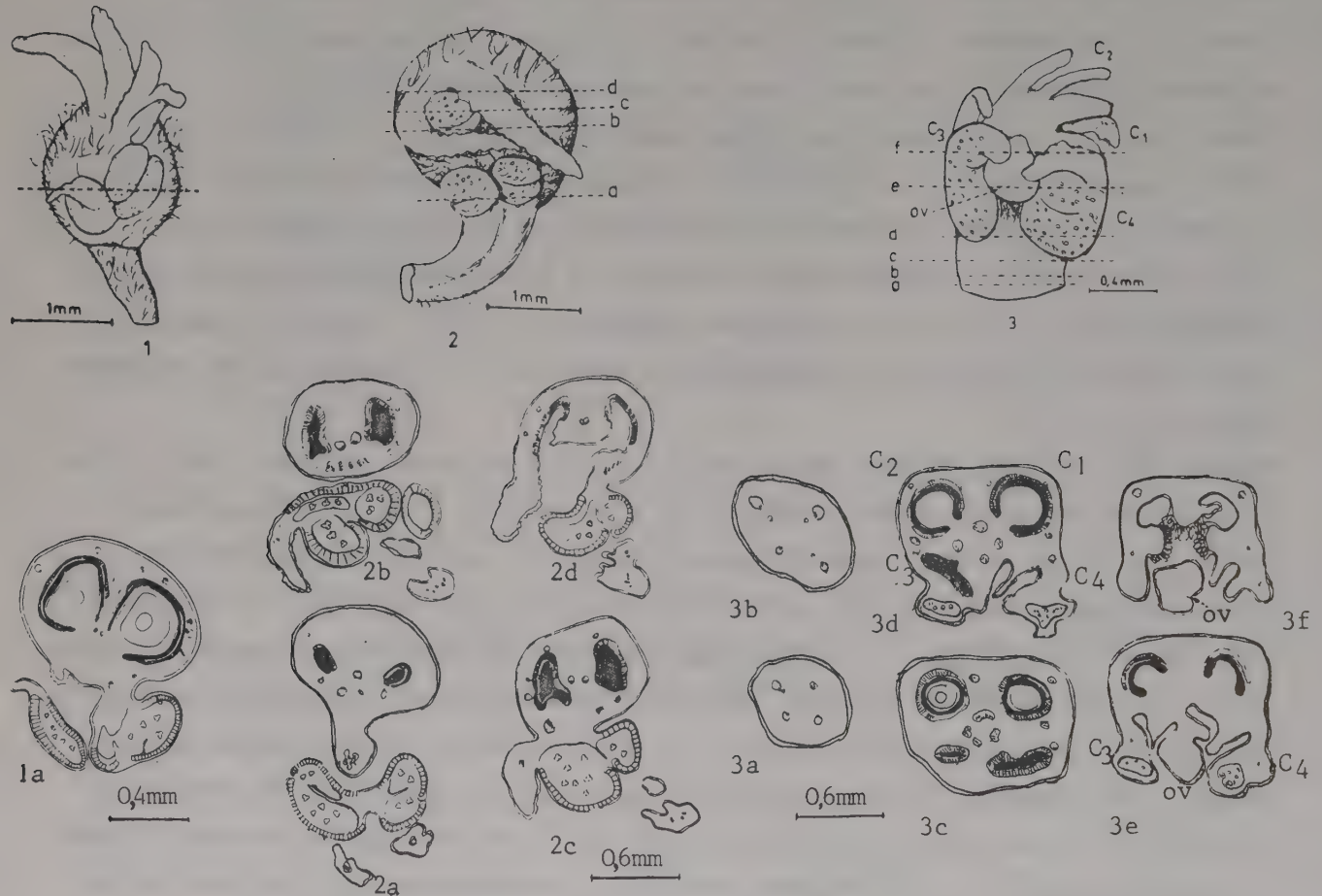


Fig. 95.-*Euphorbia marginata*.-Carpelles à caractères staminaux et structures histologiques correspondantes . Voir explications dans le texte; ov , ovule .

terminé par un stigmate bifide ; un ovule avorté (*ov*) pend à l'extérieur de la loge ovarienne (gymnospermie , voir p. 106).

B.- Carpelles à caractères staminaux

Dans certaines fleurs femelles , chez l'*Euphorbia marginata* , un ou deux carpelles peuvent présenter des caractères staminaux (marges transformées en sacs polliniques) ; ils sont parfois remplacés par une étamine .

Figure 95 , 1.- Le gynécée de cette fleur femelle est composé de deux carpelles fertiles ; une anthère (trois sacs polliniques fertiles , un quatrième prolongé par un appendice de nature stigmatique) est différenciée à la place du troisième carpelle .

Figure 95 , 2.- Le pédoncule et le filet d'une fleur mâle normale sont adnés au pédoncule de cette "fleur hermaphrodite" composée de deux carpelles stériles et d'une anthère différenciée à la place du troisième carpelle , les deux loges ovariennes sont visibles (*2a*) . Plus haut (*2b* , *2c*) , l'anthère anormale remplaçant le troisième carpelle se différencie à la base des styles ; trois sacs polliniques sont fertiles , le quatrième est remplacé par une branche stigmatique . Les deux loges ovariennes sont ouvertes à la base des styles et des stigmates (*2d*) et les deux branches stigmatiques des carpelles sont inégalement développées .

Figure 95 , 3.- Deux carpelles fertiles normaux (C_1 , C_2) et deux pièces intermédiaires entre étamine et carpelle (C_3 , C_4) constituent cette "fleur hermaphrodite" remplaçant une fleur femelle au centre d'un cyathe rudimentaire . Le pédoncule floral est irrigué par 4 faisceaux libéro-ligneux (*3a*) qui se ramifient normalement (*3b*) ; puis les 4 loges ovariennes (2 fertiles et 2 stériles) s'individualisent (*3c*) . Plus haut , le carpelle (C_4) s'ouvre , sa marge libre porte un sac pollinique rudimentaire stérile (*3d*) ; le phénomène se répète au niveau du carpelle (C_3) (*3e*) , un ovule (*ov*) apical pend à l'extérieur de la loge du carpelle (C_3) (lame ventrale). Les régions dorsales des deux carpelles (C_3) et (C_4) , cohérentes avec les marges des deux carpelles fertiles , se transforment en branches stigmatiques (*3f*) .

V.-PROLIFICATIONS

Les prolifications peuvent être médianes ou latérales .

A.- Prolifications médianes

(Voir p. 99 , 124 et 127).

B.- Prolifications latérales

Chez l'*Euphorbia marginata*, dans certaines cymes mâles , les fleurs les plus âgées sont remplacées par des axes terminés par des cyathes , véritables rayons d'inflorescence . Le même phénomène se produit rarement chez l'*Euphorbia Esula* où le plus souvent toutes les fleurs mâles avortent et les bractées involucrales axillent alors un bourgeon végétatif plus ou moins développé ou un rayon terminé par un cyathe généralement virescent .

EUPHORBIA MARGINATA

Figure 96 , 1.- A l'aisselle de la bractée postérieure de cet involucre , la cyme de fleurs mâles est anormale ; les fleurs (2) et (3) sont entièrement coalescentes (une petite bractée insérée sur leurs pédoncules axille un très jeune cyathe , voir *fig. 83 , 3* , p. 90) , la fleur la plus âgée est remplacée par un court rayon terminé par un cyathe normal (C_2) et deux bractées opposées (l'une axille un bourgeon indifférencié , l'autre un jeune cyathe).

Figure 96 , 2.- L'involucre de ce cyathe comprend 6 bractées et 5 glandes (3 glandes normales et 2 demi-glandes) ; la cyme de fleurs mâles, axillée par l'une des bractées antérieures stipulée , est anormale ; les 3 fleurs les plus jeunes sont normales , les fleurs (2) et (3) sont coalescentes , la fleur la plus âgée est remplacée par un rayon terminé par un cyathe (C_2) et une bractée . L'involucre de ce cyathe (C_2) est formé de 6 bractées coalescentes , d'une septième bractée libre dont l'une des marges porte un sac pollinique et de 5 glandes rudimentaires dépourvues d'appendice ; le nombre des fleurs mâles est réduit (3 à 5 fleurs) , la fleur femelle est normale .

Figure 96 , 3.- Insérée légèrement au-dessous des autres bractées involucrales , cette bractée antérieure , stipulée , laciniée à l'apex et pourvue d'une demi-glande marginale appendiculée , axille une cyme de fleurs mâles . Les

fleurs les plus jeunes sont normales (5), le pédoncule de la fleur (2) porte une petite bractée axillant un bourgeon indifférencié ; la fleur la plus âgée est remplacée par un rayon portant une feuille latérale et terminé par un cyathe rudimentaire (C_2). L'involucre de ce cyathe comprend 3 bractées et 3 glandes (une demi-glande marginale , une glande à appendice bifide , une autre dépourvue d'appendice) ; les fleurs mâles axillées par la bractée (b_3) sont adnées au pédoncule de la fleur femelle (gynécée tricarpellé) , la plus jeune est elle-même adnée à la bractée ; les cymes axillées par les autres bractées comprennent aussi 3 fleurs mâles .

Figure 96 , 4.- La morphologie de ce cyathe est voisine de celle décrite précédemment (5 bractées , 2 glandes , 5 cymes mâles et une fleur femelle normales) . Une bractée surnuméraire , de type involucral (apex lacinié et deux demi-glandes marginales) , insérée légèrement au-dessous de l'involucre , axille 2 fleurs mâles normales , 2 fleurs mâles fasciées et 2 rayons remplaçant les fleurs les plus âgées . Le rayon (r_1) porte successivement de la base vers le sommet (4a) : une bractée (b_1) laciniée à l'apex et axillant 6 fleurs mâles normales , 3 bractées coalescentes (b_2 , b_3 , b_4) axillant chacune 5 fleurs mâles (la glande (g) est pourvue d'un appendice rudimentaire) et 2 bractées , l'une (b_5) axillant 3 fleurs mâles , l'autre (b_6) prolongée par un stigmaté (l'une des marges est adnée au pédoncule de la fleur femelle terminale composée de 2 carpelles stériles et d'un carpelle fertile) . Le rayon (r_2) , terminé par un gynécée bicarpellé , porte de bas en haut : une bractée à caractère sexuel mâle , 2 bractées coalescentes par une de leurs marges et axillant chacune 2 fleurs mâles (une glande normale et une demi-glande) , une bractée axillant 2 fleurs mâles et pourvue d'un côté d'une demi-glande appendiculée et de l'autre d'une demi-anthère .

Figure 96 , 5.- Les cyathes apparus sur des rayons remplaçant des fleurs mâles sont ici plus complexes .

Les deux cyathes de premier ordre (C_1 , C_2) sont fasciés : l'involucre dialysé comprend 10 bractées insérées en spirale , 5 glandes normales et 3 demi-glandes . La fleur mâle la plus âgée de la cyme axillée par la bractée surnuméraire (bs) est remplacée par un rayon (r_1) terminé par un cyathe (C_3).

L'involucre dialysé du cyathe (C_3) comprend 7 bractées, 4 glandes normales, une demi-glande ($5a$). La bractée postérieure est adnée à une huitième bractée (br) sur sa face abaxiale. Cette bractée de type involucrel (apex lacinié, demi-glande, début de glandularisation d'une languette latérale) axille 5 fleurs mâles (3 d'entre elles sont normales, les 2 autres adnées par le pédoncule et le filet au rayon (r_2)) et 2 rayons (r_2) et (r_3) à la place des fleurs les plus âgées.

L'involucre du cyathe (C_4) terminant le rayon (r_3) comprend 5 bractées coalescentes et une bractée libre. Un peu au-dessous de la dialyse de l'involucre, une bractée (bx) laciniée à l'apex, dépourvue de glande, axille une cyme de fleurs mâles normales. A l'extérieur du cyathe, légèrement au-dessous, une bractée (by) (apex lacinié et demi-glande), coalescente avec l'involucre du cyathe (C_4) par l'une de ses marges, axille 7 fleurs mâles normales et un rayon (r'_3). Ce rayon (r'_3) est terminé lui-même par un cyathe normal (C'_4) et une préfeuille à l'aisselle de laquelle se trouve un bourgeon indifférencié pourvu d'une préfeuille axillant un nouveau bourgeon indifférencié.

Le cyathe rudimentaire (C_5) situé à l'extrémité du rayon (r_2), est formé de 3 bractées involucrelles (une demi-glande) axillant 3 à 6 fleurs mâles; le gynécée est tricarpellé.

EUPHORBIA ESULA

Figure 97.-Deux bractées de cet involucre (a) axillent 3 fleurs mâles normales, les 3 autres axillent

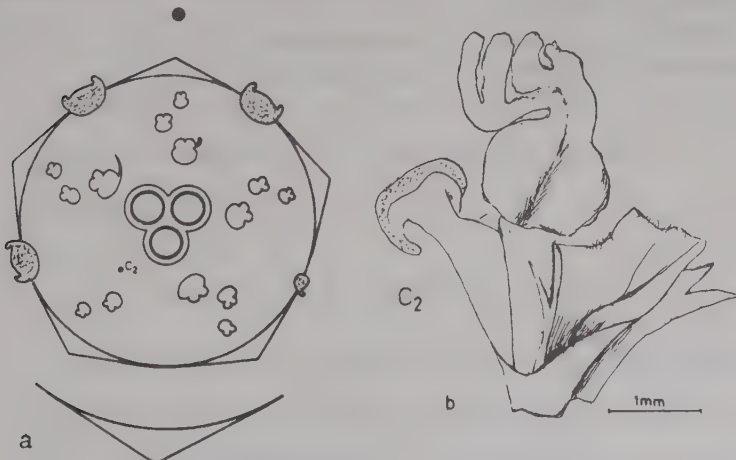


Fig. 97.-*Euphorbia esula*.-Prolifération latérale. a, diagramme; b, détail du cyathe C_2 .

des cymes (3 fleurs) dans lesquelles la fleur la plus âgée est anormale (un sac pollinique prolongé par une branche stigmatique, voir p. 108; un staminode), ou remplacée par un cyathe rudimentaire (C_2). L'involucre du cyathe (C_2) est

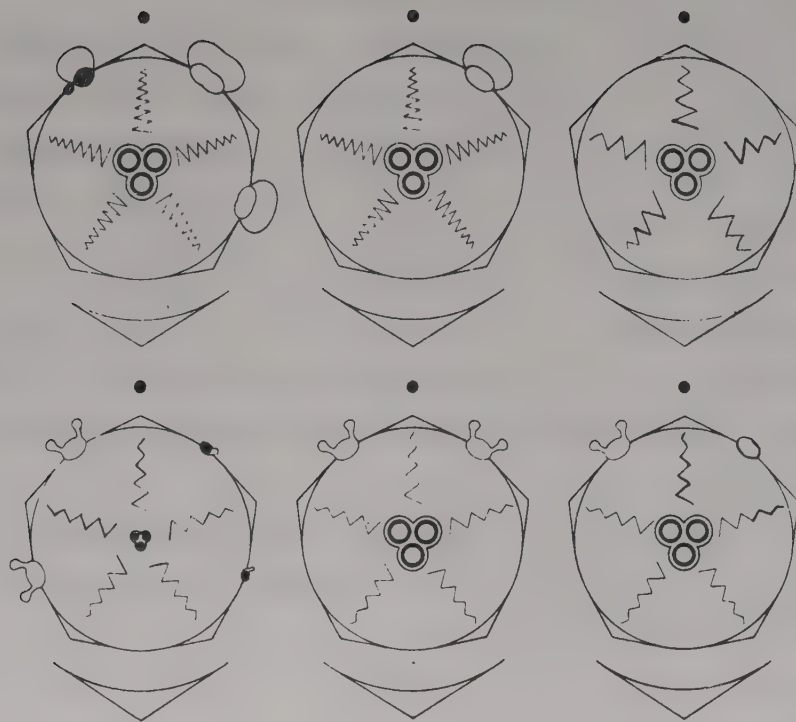


Fig.98.-*Euphorbia marginata* (1 à 3),
Euphorbia Lathyris (4 à 6) .Régression
des glandes sans dialyse de l'involucre .

réduit à une bractée (apex pubescent et glande) dont les marges sont en partie adnées au pédoncule de la fleur femelle ; elle axille une ébauche de fleur mâle et sa bractéole ; une pièce membraneuse , pubescente , non vascularisée , est adossée à la face abaxiale de la bractée (cette pièce pourrait être la bractéole de la fleur mâle remplacée par le cyathe (C_2)).

VI.-VIRESCENCES

Une des premières manifestations de la virescence d'un cyathe est la régression des glandes sans dialyse de l'involucre ; celle-ci se manifeste par l'individualisation progressive des bractées involucrales accompagnée parfois de la diminution du nombre des fleurs mâles ou de leur avortement , le terme ultime étant la présence d'un bourgeon végétatif à la place d'un cyathe .

A.- Régression des glandes sans dialyse de l'involucre

Dans les exemples suivants , les involucres sont formés de 5 bractées , le nombre des fleurs mâles est normal ou réduit , la fleur femelle est normale ou rudimentaire .

EUPHORBIA MARGINATA

Figure 98. - 1.- Deux glandes subnormales , une demi-glande appendiculée adnée à une autre demi-glande dépourvue d'appendice .2.-Une glande normale.3.-Avortement total des glandes (voir *fig.74* , 4 , p.82) .

EUPHORBIA LATHYRIS

Figure 98. -4.- Deux glandes normales et deux demi-glandes réduites .5.-Deux glandes normales .6.-Une glande normale et une glande dépourvue de cornes postérieures .

B.- Dialyse de l'involucre

La dialyse de l'involucre , généralement accompagnée de la régression des glandes , se produit soit au niveau d'une glande normale (2 demi-glandes sont alors juxtaposées , voir *fig.72* , 4 , p. 81) , soit entre une glande normale et une bractée , soit entre deux bractées dépourvues de glande ; elle

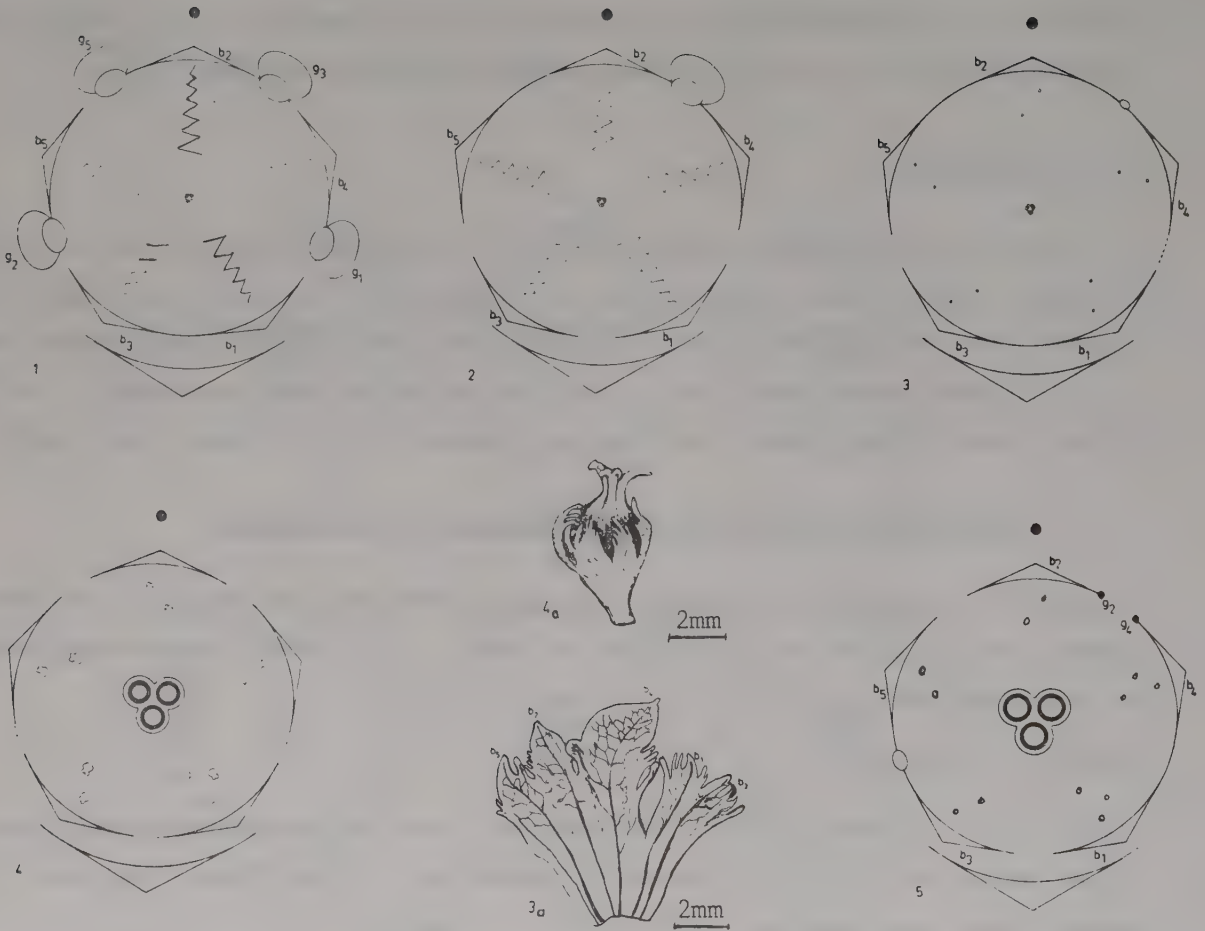


Fig. 99.- *Euphorbia marginata* (1 à 4),
Euphorbia Lathyris (5). Régression des
glandes avec dialyse de l'involucre . 3a,
détail de l'involucre correspondant au
diagramme 3 , 4a , détail du cyathe cor-
respondant au diagramme 4 .

peut se répéter plusieurs fois , le terme ultime est alors l'individualisation des 5 bractées involucreales .

EUPHORBIA ESULA

(Voir fig.100,p.121 et fig.101,102,p.122)

EUPHORBIA MARGINATA

Figure 99 , 1.- La dialyse est complète entre les bractées et les glandes (b_1) et (g_1) , (b_3) et (g_2) , (b_5) et (g_5) .La fleur femelle est rudimentaire .

Figure 99 , 2.- La dialyse est complète entre les bractées (b_1) et (b_4) , (b_1) et (b_3) , (b_3) et (b_5) ,il y a une seule glande appendiculée . La fleur femelle est rudimentaire .

Figure 99 , 3.- La dialyse est complète entre les bractées (b_3) et (b_5) , partielle entre les bractées (b_1) et (b_4) . La régression des glandes est presque totale . Les marges droites des bractées (b_2 , b_4 , b_5) sont pourvues d'appendices filamenteux plus ou moins vascularisées , subglandulaires . La bractée (b_4) porte encore ,sur sa marge gauche,une ébauche de glande très vascularisée et dépourvue d'appendice . Les fleurs mâles , en nombre très réduit (2 par cyme) , sont plus ou moins avortées ainsi que la fleur femelle .

Figure 99 , 4.-Les 5 bractées totalement dépourvues de glandes sont presque individualisées . Les fleurs mâles , en nombre très réduit (2 ou 3 par cyme) , sont normales ainsi que la fleur femelle .

EUPHORBIA LATHYRIS

Figure 99 , 5.- La dialyse est complète entre les bractées (b_1) et (b_3) , (b_2) et (b_5) et entre les demi-glandes (g_2) et (g_4) dépourvues de cornes postérieures . Une glande de taille normale , également dépourvue de cornes postérieures , existe entre les bractées (b_3) et (b_5) . Les cymes mâles comprennent deux ou trois fleurs rudimentaires , la fleur femelle est normale .

C.- Virescence complète du cyathe

Sous l'influence du parasitisme animal ou végétal , de nombreuses formes de virescence de cyathes ont été observées chez l'*Euphorbia Esula* . Nous avons pu établir une série de termes de transition entre un cyathe normal et un rameau végétatif .

Figure 100 .-Une bractée involucrelle libre (b_1), à marges pubescentes , axille un rayon terminé par un cyathe virescent (cv) (prolifération latérale , voir p. 113) ; entre les 4 autres bractées involucrelles , on remarque un début de dialyse accompagné de la régression des glandes (une petite

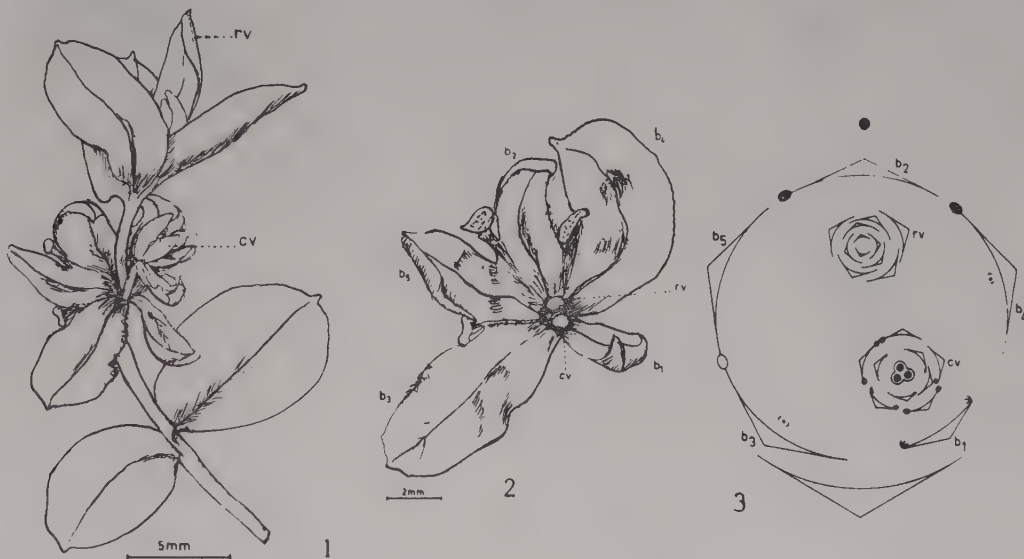


Fig.100.-*Euphorbia Esula*.-1 , cyathe virescent prolifère; 2,détail de l'involucre ; 3, diagramme du cyathe prolifère .

glande normale dépourvue de cornes postérieures entre les bractées (b_3) et (b_5) , une demi-glande marginale sur les bractées (b_2) et (b_4) . Un rameau végétatif (rv) s'est développé à l'aisselle de la bractée (b_2) ; il n'y a ni fleurs mâles , ni fleur femelle .

Figure 101.- Le cyathe est ici caractérisé par la dialyse complète de l'involucre : insérées au même niveau , les 5 bractées foliacées (apex replié vers

l'intérieur) , sont pourvues des poils marginaux caractéristiques de l'apex d'une pièce normale ; sur l'une des pièces (b_3) subsiste un rudiment de glande . La fleur femelle tricarpellée est stérile , les fleurs mâles manquent . Les bractées (b_1) à (b_4) axillent chacune un minuscule bourgeon végétatif plus ou moins développé .

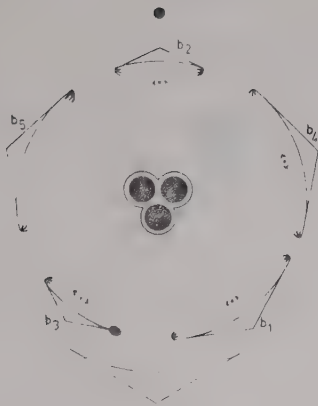
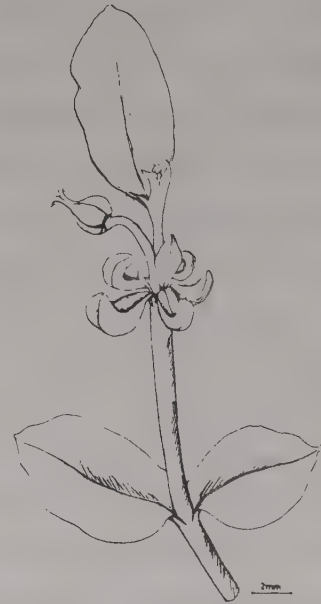


Fig. IOI.

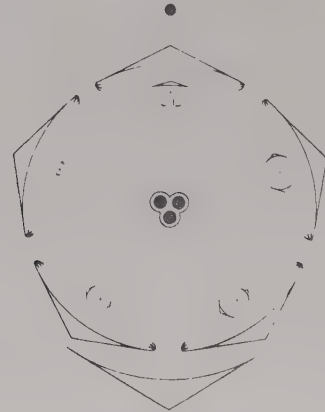
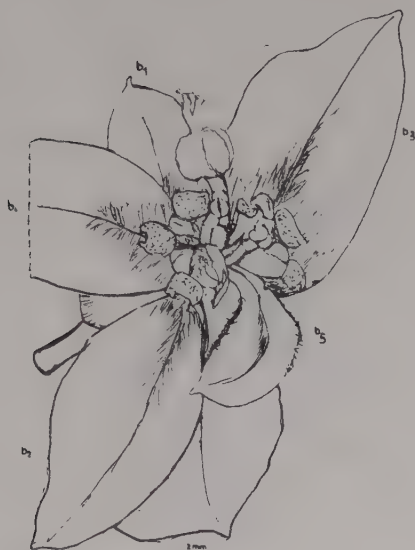


Fig IO2.

Figure IO2.- Les bractées de cet involucre dialysé sont encore pourvues des poils marginaux mais il n'existe plus de glande ; 4 d'entre elles axillent chacune un bourgeon végétatif et la cinquième un rayon portant deux pièces

foliacées et une pièce hermaphrodite (l'un des sacs polliniques se termine par une courte branche stigmatique) . La fleur femelle est stérile .

Figure IO3.—L'involucre dialysé de ce cyathe comprend 5 bractées insérées



en spirale ; quatre d'entre elles sont glabres , la cinquième (b_5) plus petite est pubescente . Les fleurs mâles sont avortées . Au-dessus de cet involucre virescent, le pédoncule, terminé par une fleur femelle stérile , porte 4 bractées pubescentes et glandulaires (b_6 à b_9) axillant chacune une fleur mâle . Trois glandes (2 marginales , une intercalaire) accompagnent les bractées (b_7) et (b_9) adnées entre elles par une de leurs marges comme le sont d'ailleurs les bractées (b_6) et (b_8) au niveau desquelles seule la glande intercalaire est normale; les 2 glandes marginales sont réduites (demi-glandes).



Fig. IO3 .

Figure IO4.— L'involucre de ce cyathe virescent comprend 4 pièces entièrement foliacées (b_1) à (b_4) dont l'une est encore munie des poils marginaux caractéristiques . Plus haut , sur le pédoncule terminé par un gynécée stérile , 11 petites pièces foliacées , libres ou adnées , présentant des caractères de bractées involucreales , sont insérées en spirale : les deux

premières (b_5 , b_7) sont unies entre elles par une de leurs marges (la glande est dialysée) , les 9 autres unies par groupes de 4 et 5 sont pourvues de glandes plus ou moins normales . Les pièces (b_{12}) à (b_{15}) axillent chacune une fleur mâle .

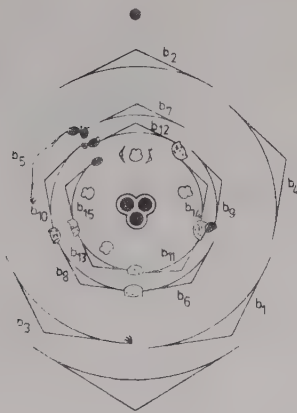


Fig.104 .

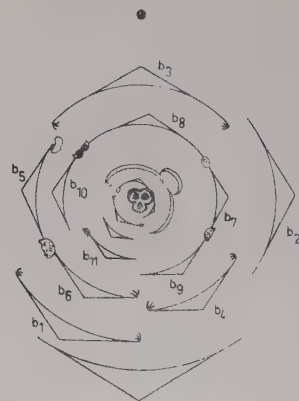


Fig.105.

Figure 105.-L'involucre de ce cyathe est virescent et réduit à 4 pièces foliacées , pubescentes , libres , insérées sur une spirale très contractée ; la dernière pièce (b_4) est incurvée et plus petite que les autres . Les fleurs mâles sont avortées . Au-dessus , l'axe terminé par une fleur femelle virescente et prolifère (voir p.105) , porte des pièces involucrales plus

ou moins adnées entre elles et pourvues de glandes . On peut distinguer successivement : deux bractées adjacentes normales (b_5) et (b_6) (au niveau de la marge libre de la bractée (b_5) , une glande libre est pédonculée) ; une urne dialysée composée de 4 bractées normales (b_7 à b_{10}) (3 glandes sont différenciées entre les apex pubescents de ces bractées : une glande normale , une glande dépourvue de cornes postérieures et une troisième divisée en deux demi-glandes) ; enfin une bractée libre (b_{11}) pourvue d'une demi-glande marginale .

Figure 106. - L'involucre virescent de ce cyathe est réduit à 4 bractées libres et pubescentes , insérées sur une spirale très contractée . Les fleurs mâles sont avortées . L'axe terminé, par une fleur femelle virescente , porte de nombreuses bractées involucrales pubescentes , libres ou adnées , insérées sur une spirale plus ou moins ouverte . La bractée (b_6) est libre et dépourvue de glande . Les bractées (b_5) , (b_9) et (b_{12}) sont libres et portent



Fig. 106. - 1, cyathe virescent; 2, détail; 3, diagramme

une demi-glande marginale . Les bractées (b_7) , (b_8) , (b_{10}) et (b_{11}) forment un involucre de second ordre dialysé entre les bractées (b_7) et (b_{11}) ; des glandes anormales apparaissent sur leurs marges (une glande irrégulière entre les bractées (b_7) et (b_8) , deux glandes très inégales

entre les bractées (b_8) et (b_{10}), deux glandes volumineuses irrégulières entre les bractées (b_{10}) et (b_{11}), une demi-glande marginale sur la bractée (b_7). Un peu plus haut sur l'axe, autour de la fleur femelle virescente, sont insérées 4 pièces involucrales libres, pubescentes, pourvues sur chacune de leurs marges d'une glande rudimentaire (involucre dialysé de troisième ordre).

Les cyathes que nous allons décrire maintenant sont caractérisés par une croissance importante de l'axe au-dessus de l'involucre virescent.

Figure 107. - Au-dessus de 2 bractées opposées, c'est la présence de 5 pièces



insérées au même niveau qui permet de reconnaître un cyathe ; il n'y a plus ni glande, ni pubescence. Au-dessus de cet involucre, l'axe porte un groupe de 4 pièces bractéales, connées deux à deux, munies de glandes et renfermant deux autres pièces foliacées pourvues de glandes marginales, une étamine, deux carpelles ouverts et un carpelle stérile.

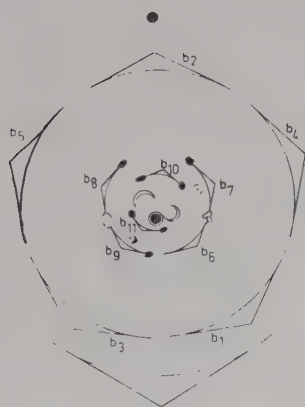


Fig. 107.

Figure 108. - L'involucre de ce cyathe se reconnaît aux cinq pièces foliacées, pubescentes, insérées au même niveau ; deux d'entre elles (b_2 , b_3) sont munies d'une glande rudimentaire ; les fleurs mâles manquent, les pièces

(b_1) et (b_4) axillent des bourgeons végétatifs plus ou moins développés. Au-dessus de cet involucre , l'axe porte 4 pièces foliacées , pubescentes , insérées en spirale ; les pièces (b_8) et (b_9) présentent sur l'une de leurs marges un appendice de nature stigmatique . A l'extrémité de l'axe , la fleur femelle est prolifère (voir p.105) .



Fig.I08.



Fig.I09.

Figure I09.-Au-dessus des 2 bractées opposées , la présence de 5 pièces foliacées insérées au même niveau permet de reconnaître un cyathe (Cy); les marges des pièces (b_1) et (b_2) sont légèrement pubescentes . L'axe porte ensuite 12 pièces foliacées insérées en spirale suivant l'indice phyllotaxique 2/5 : 10 d'entre elles sont de véritables feuilles végétatives axillant

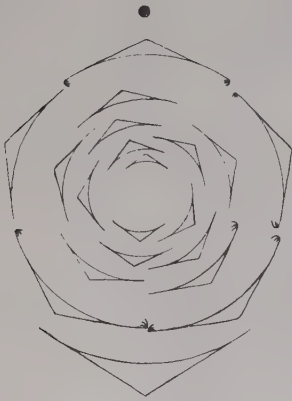
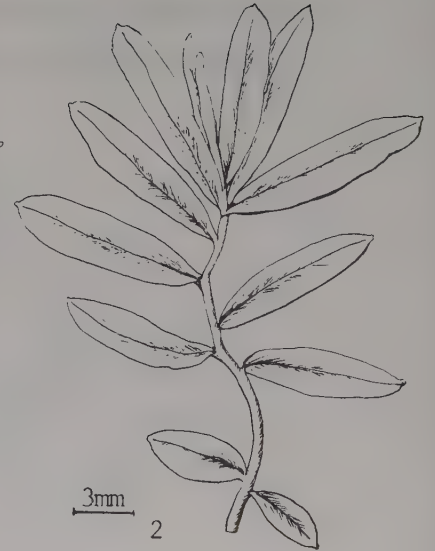


Fig. 110.

Fig. 111. - 1, 2, cyathes remplacés
par un rameau végétatif; 3, dia-
gramme .

Q U A T R I E M E P A R T I E

ANALYSE D E S R E S U L T A T S

Les méthodes particulières de la Tératologie expérimentale que nous avons utilisées (action du 2,4-D , perturbations de la photopériode , traumatismes) et certains phénomènes de castration parasitaire d'origine végétale (un Champignon , l'*Uromyces pisi*) ou animale (un Diptère , le *Perisica capsulae*) ont eu pour conséquence , comme nous venons de le voir , l'induction de morphoses très variées *mais toujours comparables quelle que soit l'influence perturbatrice* , que nous classerons de la façon suivante : anomalies intéressant l'appareil végétatif ou l'inflorescence (inflorescence de cyathes) , variations du nombre des pièces constituant le cyathe , reversion végétative ou sexualisation , intersexualité et proliférations .

I.-ANOMALIES INTERESSANT L'APPAREIL VEGETATIF

Les modifications de l'appareil végétatif intéressent les axes mais surtout les organes foliaires .

A.-Modifications intéressant les axes

Ces modifications sont de deux sortes : modifications de l'élongation et fasciation .

1.-MODIFICATIONS DE L'ELONGATION

A.-INHIBITION DE CROISSANCE

L'inhibition de croissance , provoquée par le 2,4-D , affecte peu l'axe

principal , beaucoup plus les rayons fertiles(*Euphorbia marginata*).Ce phénomène,déjà observé chez des espèces voisines (*Euphorbia Peplus* L., M-Th. LE BEC ,8,82 et *Euphorbia Cyparissias* L. ,M.ASTIÉ ,2) est beaucoup plus importante chez d'autres plantes(*Dipsacus silvestris* Mill.,GROSSIN,70, *Reseda odorata* L.,M.HERPIN,74,*Saponaria officinalis* L.,M.ASTIÉ,2).

Le parasitisme , chez l'*Euphorbia Esula* ,provoque également une inhibition de croissance : en effet , nous avons montré que l'axe principal , réduit , grêle , généralement dépourvu de ramifications , est stérile ; ces phénomènes ont d'ailleurs été signalés bien souvent chez certaines espèces du genre *Euphorbia* : *Esula* , *Cyparissias* , *silvatica* par MAGNIN(89, 90),MARESQUELLE(92),MOLLIARD(98,99),VIENNOT-BOURGIN(130,131) .

B.-EXCITATION DE CROISSANCE

Le phénomène de gigantisme (élongation des axes principaux et des rayons fertiles) a été observé chez l'*Euphorbia marginata* et l'*Euphorbia Lathyris* à la suite de perturbations du rythme photopériodique .

2.-FASCIATION

Des connations de rayons fertiles de divers ordres se manifestent sous l'action du 2,4-D (voir p. 138).

B.-Modifications intéressant les organes foliaires

La réduction du limbe et sa métamérisation , la production d'excroissances foliaires , l'acquisition de caractères involucraux , la formation de gamophyllomes sont les principales anomalies observées au niveau des feuilles végétatives et des bractées d'inflorescence chez l'*Euphorbia marginata* , l'*Euphorbia Lathyris* (2,4-D) et l'*Euphorbia Esula* (parasitisme animal) .

1.-REDUCTION DU LIMBE

L'inhibition de développement du mésophylle , quelquefois unilatérale ("alloplasie partielle" , "limbe dimidié" de VUILLEMIN ,133), conduit à la formation d'une feuille à limbe réduit et à long "pétiole" , la réduction extrême aboutissant à un axe de structure caulinaire , terminé par une petite lame foliacée . De telles anomalies rappellent les exemples signalés

par MOQUIN-TANDON (101) , VUILLEMIN (133) dans des familles et des genres différents , ou obtenus expérimentalement (*Saponaria officinalis*, M.ASTIÉ , 2) .

Il y a donc régression de la structure foliaire vers une structure caulinaires considérée comme primitive (EMBERGER , 51,52,53), (M.ASTIÉ , 2) .

2.-METAMERISATION

Des phénomènes de croissance différentielle peuvent intéresser le limbe et provoquer une lobation plus ou moins accentuée et , par phyllotomie , une métamérisation transversale ou longitudinale , la feuille devenant alors pennatilobée , pennatipartite , émarginée , palmatilobée et finalement composée . Dans les cas de segmentation transversale , la structure devient caulinaires au niveau de l'interruption du limbe ("rachis") .

Des morphoses semblables apparaissent spontanément chez d'autres genres de la même famille ou de familles différentes . De nombreux exemples ont été cités par VUILLEMIN (133) : segmentation transversale (*Codiaeum variegatum* Blume , *Ulmus campestris* L., *Prunus domestica* L., *Viburnum Lantana* L., *Geranium sanguineum* L.) , segmentation longitudinale (*Lamium album* L., *Rhamnus Alaternus* L., *Tilia silvestris* Desf., *Vitis vinifera* L., etc.) .

Chez les Euphorbiacées , F.BERNHARD (14) a décrit récemment des formes intermédiaires entre feuilles entières et feuilles trilobées (*Manniophyton africana* Muell.Arg., *Aleurites cordata* Stend) et des feuilles lobées très polymorphes (un à cinq lobes , *Jatropha gossypifolia* L.) .

Chez les Passifloracées , CUSSET (38) a étudié ce phénomène en rapport avec la glandularisation . Chez le *Bergenia cordifolia* Sternb., M.LECOCQ (84) a montré l'existence de feuilles diversement métamérisées , anomalies "vraisemblablement provoquées sous l'influence d'une "hormone de floraison" circulant de manière insolite" comme l'avaient déjà signalé G.DEBRAUX (41) , G.DEBRAUX et M.ASTIÉ (43) .

Ajoutons que de semblables anomalies peuvent être provoquées expérimentalement sous l'influence de perturbations de la photopériode : *Scabiosa canescens* (CHOUARD , 25), *Begonia tuberhybrida* Voss. (M.LECOCQ , 84) , *Bauhinia purpurea* L. (CUSSET , 39), *Cleome spinosa* L. (M.ASTIÉ , 3,4), *Primula obconica* Hance (G.DEBRAUX , 45) et sous l'influence du 2,4-D

chez plusieurs Angiospermes (CARDINAUD , 23 , C.COQUEN , 34) .

Dans les cas de segmentation transversale , il est intéressant de signaler que la "foliole" apicale peut être en position *terminale* ou *subterminale* ; dans ce dernier cas , nous avons remarqué une "déviatio*n*" plus ou moins importante du segment apical vers la face abaxiale (*Euphorbia marginata*). La formation de la "foliole" s'accompagne le plus souvent d'une inhibition de croissance apicale tandis que les parties latérales du segment principal continuent généralement à s'accroître ; le limbe de ce dernier peut rester plan ou s'invaginer en une sorte de "capuchon" .

Ce phénomène de "déviatio*n*" résulterait , selon WORSDELL (138) , d'une hypertrophie de développement de la feuille "as a continuation of the midrib ; and this extension of the midrib may or may not expand at its end into a more or less hollowed lamina" ; l'appendice cylindrique vascularisé, terminé ou non par une lame foliacée ou par une scyphie serait une excroissance de la nervure médiane . Selon VUILLEMIN (133) , cette "déviatio*n*" serait due à une croissance hypertrophiée du segment principal de la feuille métamérisée ; les deux lobes latéraux de ce segment deviennent cohérents dans la région médiane apicale où ils forment un "*fronton* qui rejette le segment terminal chétif vers la face dorsale , plus rarement vers la face ventrale" . Ce "fronton" peut être plan ou s'invaginer en une sorte de "capuchon" (dans ce dernier cas , les bractées d'*Euphorbia marginata* rappellent certains sépales de Capucine observés par M.ASTIÉ, 2) .

Les "folioles" apicales en position terminale ou subterminale peuvent être peltées ou scyphiées : la marge adaxiale du limbe croît en direction acropète dans la région basale de la "foliole" . Des métamères scyphiés existent spontanément chez de nombreuses plantes : *Nicotiana Tabacum* L. (MASTERS, 95) , *Brassica oleracea* L. (WORSDELL, 139) , *Lactuca sativa* L. , *Begonia Rex* L. , *Codiaeum variegatum* Blume , *Polygonum orientale* L. , *Laurus nobilis* L. (VUILLEMIN , 133) etc. ; ils peuvent être obtenus expérimentalement sous l'influence de perturbations de la photopériode : *Begonia tubershybrida* (M.LECOCQ , 84) , sous l'action du 2,4-D : *Brassica oleracea* , *Rumex Acetosa* L. (CARDINAUD , 23) ou apparaître chez le *Codiaeum variegatum* var. *appendiculatum* par mutations de gènes (voir p. 54) .

Rappelons que l'extrême réduction du limbe du segment apical a pour conséquence la formation d'un appendice filiforme vascularisé qui prolonge la nervure médiane du segment principal ; la région distale de celui-ci est alors échancrée ou bilobée . Cette réduction a été observée chez de nombreuses espèces : *Codiaeum variegatum* Blume , *Croton appendiculatum* , *Statice Limonium* L. , *Ceratonia siliqua* L. (VUILLEMIN , 133) , *Bauhinia guianensis* Aubl. , *Bauhinia variegata* L. (CUSSET , 39). La différenciation des appendices apicaux ou "mucrons" est liée , selon CUSSET , à une "défoliarisation réduisant à un appendice effilé une région distale du limbe" . Il est d'ailleurs intéressant de rappeler la morphologie normale des feuilles d'Euphorbes que nous avons étudiées : courte pointe apicale irriguée par l'extrémité de la nervure médiane (*Euphorbia marginata* , *Euphorbia Esula*) , apex légèrement incisé et irrigué par la nervure médiane généralement bifide à son extrémité (*Euphorbia Lathyris*) , appendice filiforme subapical vascularisé (*Codiaeum variegatum*) .

Expérimentalement , M.LECOCQ (84) chez le *Begonia tuberhybrida* Voss et CUSSET (39) chez le *Bauhinia purpurea* L. ont provoqué ce phénomène à la suite de perturbations de la photopériode . D'autre part , SCHNELL et DAUPHIN (119) signalent des cas tératologiques spontanés de "transformations du "mucron" médian de la feuille de *Vicia Faba* L. en foliole , ou inversement , l'individualisation d'un "mucron" comparable à partir d'une nervure d'une foliole bien différenciée " ; sous l'action du 2,4-D , ces auteurs ont induit chez la même espèce la transformation du mucron en une sorte de "petite vrille enroulée" ou "pseudo-vrille" .

Chez les Euphorbiacées que nous avons étudiées , le limbe manifeste donc une tendance à régresser vers un stade métamérisé considéré comme primitif (EMBERGER , 52 , 53) . Selon CUSSET (39) , la feuille correspondrait à un "ensemble monopodial, peut-être trichotome, portant des "microphylles" " ("feuilletes" selon l'auteur) "non issues de télomes" . Ce système d'axes à caractère primitif , susceptible de perdre ses "feuilletes" , subirait alors une pseudo-dichotomisation suivie d'une foliarisation ; ce phénomène a pour conséquence la formation de ""métamères" dont chacun représente l'"élément de base" à partir duquel les feuilles sont construites" .

Une "*hyperfoliarisation*" accompagnée de la différenciation d'un système de nervilles (origine physiologique) peut alors réunir les différents métamères d'une feuille "composée" en une feuille "simple" et le phénomène peut se répéter plusieurs fois ; inversement , une "*défoliarisation*" ou régression du limbe conduit à une feuille "pseudo-composée" .

L'inhibition de croissance apicale ou latérale que nous avons signalée chez les espèces d'Euphorbe étudiées et qui a pour conséquence la segmentation du limbe correspond bien au phénomène de "*défoliarisation*" de CUSSET; les bractées bipartites de l'*Euphorbia Lathyris* résultent d'une "*défoliarisation distale*" et rappellent d'ailleurs les feuilles de certains *Bauhinia* (*Bauhinia purpurea* L., *Bauhinia Langdorsfiana* Bong.), du *Byttneria oligantha* J.Ar. décrites par cet auteur .

La métamérisation du limbe de la feuille d'*Euphorbia* avec formation d'une foliole terminale ou subterminale , scyphiée ou non , ou d'un appendice filiforme , peut donc être considérée comme un stade de régression vers l'état primitif , c'est-à-dire vers la feuille "*composée de métamères*".

3.-EXCROISSANCES FOLIAIRES

Une des manifestations de la croissance anormale du limbe est la différenciation d'excroissances foliaires variées , adaxiales et abaxiales , sur des limbes généralement réduits .

A.-EXCROISSANCES ADAXIALES

Le long de la nervure médiane ou d'une nervure latérale , certaines feuilles de l'*Euphorbia marginata* ou de l'*Euphorbia Lathyris* présentent des expansions foliacées en forme de lame ou de cornet , irriguées par des faisceaux libéro-ligneux à bois abaxial ; la structure est diplophyllle .

De telles excroissances , signalées chez diverses plantes par CLOS (28), MASTERS (95), PENZIG (109), CELAKOWSKY (24) , correspondent aux "éna-tions laminaires" de WORSDELL (138) et aux "émergences névronastiques" de VUILLEMIN (133) apparues chez le *Phlox paniculata* L., le *Brassica oleracea* L. , le *Corylus Avellana* L., l'*Acalypha tricolor* L., etc.. Expérimentalement , sous l'influence de la lumière , M.LECOCQ (5 , 84) a obtenu de semblables expansions laminaires à caractère diplophyllle chez le *Begonia tuberhybrida* Voss..

Il s'agit , dans tous ces cas , d'une hypertrophie de développement due à des influences non contrôlées mais que l'on peut induire expérimentalement par diverses méthodes .

B.-EXCROISSANCES ABAXIALES

Nous avons observé certaines excroissances filiformes *non vascularisées* qui résultent , là encore , d'une hypertrophie de développement des tissus parenchymateux du mésophylle : *ce sont de véritables énaions* .

D'autre part , des excroissances *vascularisées* , différenciées dans la région moyenne ou basale d'un limbe réduit et formées d'un appendice cylindrique terminé par une lame foliacée , peltée ou scyphiée , semblent résulter de l'"extension" d'une nervure selon la théorie de WORSDELL (voir p.133); cependant , l'hypothèse d'une métamérisation avec une forte "déviation" du segment apical n'est pas à exclure (certains de ces appendices rappellent des métamères scyphiés subterminaux) . Ajoutons que les phénomènes de réduction du limbe principal semblent corrélatifs de l'importance de l'excroissance .

4.-ACQUISITION DE CARACTERES INVOLUCRAUX

Nous reviendrons plus loin (p.150) sur ce type d'anomalies qui correspond en réalité à une étape vers la sexualisation .

5.-GAMOPHYLLOMES

La gamophyllie ou cohérence unimarginale des feuilles a été signalée à plusieurs reprises : Grenadier (BONNET , 18), *Begonia Rex* Putz. (GODRON , 64), *Caucalis* , *Sium* , *Tordylium* , *Bupleurum* (FERMOND , 58), *Dianthus barbatus* L. , *Gentiana cruciata* L. , *Cornus Mas* L. (VUILLEMIN , 133) ou induite expérimentalement sous l'influence du 2,4-D par différents auteurs (une revue de leurs travaux a été mise au point par M.ASTIÉ , 2) . Nous rapprocherons de la gamophyllie des bractées involucrales du cyathe la cohérence des bractées d'involucre ou d'involucelle signalée par FERMOND (58) chez les Ombellifères .

La gamophyllie peut être :

-unimarginale entre deux feuilles (lame diphyllie) ,

- bimarginale entre deux ou plusieurs feuilles (urne),
- bimarginale entre plusieurs feuilles , deux d'entre elles n'étant unies que par une de leurs marges (lame polyphylle) .

Des lames diphylls , triphylls et tétraphylls se rencontrent chez les trois espèces d'Euphorbe étudiées , des urnes diphylls ou tétraphylls chez l'*Euphorbia Lathyris* , espèce à feuilles opposées décussées .

Chez l'*Euphorbia marginata* , nous avons fait remarquer que la contraction d'axes latéraux entraînait la condensation des feuilles alternes à un même niveau ainsi que leur cohérence sous forme de lames triphylls ou tétraphylls ; dans certains cas , une cinquième feuille se trouvant insérée au même niveau que la lame tétraphylle communiquait à l'ensemble une morphologie rappelant l'urne gamophylle pentamère qui constitue l'involucre du cyathe. Cette tendance à la "verticillation" a été signalée par MONTANT (100) chez l'*Euphorbia Characias* L. parasitée par l'*Endophyllum euphorbiae characiatis* où elle résulte, selon cet auteur , d'un "trouble fonctionnel des centres générateurs" ; dans le cas qui nous occupe , il s'agit d'une inhibition de croissance de l'axe .

II.-ANOMALIES INTERESSANT L'INFLORESCENCE

Nous avons décrit les variations du nombre des rayons du pléiochasium apical , leur fasciation et les virescences .

A.-Variations du nombre des rayons du pléiochasium apical

Les variations du nombre des rayons observées spontanément ou sous l'influence du 2,4-D , résultent des modifications de la croissance en longueur de l'axe principal ou d'une phyllotaxie anormale .

Chez l'*Euphorbia marginata* , l'inhibition de croissance intercalaire des entre-noeuds de l'axe principal a pour conséquence l'insertion des feuilles supérieures et des rameaux axillés au voisinage des bractées .Ce phénomène , désigné par VUILLEMIN (133) sous le nom d'"allotaxie longitudinale" par "rapprochement de phyllomes" , correspond à la "pseudo-pléiomérie" décrite par VIETH (132) chez plusieurs *Dipsacus* et *Scabiosa* .

Chez l'*Euphorbia Lathyris* , une excitation de la croissance intercalaire peut entraîner un décalage entre les deux feuilles d'une même paire ,

généralement au niveau du noeud précédant le tétrachasium , parfois aussi sur des rameaux latéraux ; ce décalage a pour résultat l'adjonction d'un rameau axillaire au tétrachasium qui devient ainsi pentamère ; là encore , il s'agit d'"allotaxie longitudinale" mais par "écartement" (VUILLEMIN,133) ou de la "pseudo-méiomérie" (verticille supérieur devenant monomère) obtenue expérimentalement par VIETH (132) chez le *Dipsacus* .

En plus de ces modifications *localisées* de la croissance intercalaire , des modifications phyllotaxiques *régulières* peuvent affecter presque tous les noeuds de l'axe principal chez l'*Euphorbia Lathyris* : les verticilles dimères deviennent trimères . Ce phénomène a été obtenu expérimentalement par VIETH (132) chez le *Dipsacus pilosus* L. (la trimérie remplace la dimérie des verticilles) et le *Morina longifolia* Wall. (la tétramérie remplace la trimérie) . Dans ce cas , nous pensons , comme VIETH (132) et LOISEAU (88) que la "multiplication des hélices foliaires n'est pas douteuse" .

B.-Fasciations

Les fasciations que nous avons observées résultent généralement de la conation de rayons de même ordre ou de divers ordres , phénomène souvent reconnaissable à la présence de sillons longitudinaux sur les axes fasciés . Nous employons le terme de "fasciation" au sens de LINNE (85) puis de MASTERS (95) : il y a cohérence de plusieurs axes . Nous n'avons pas obtenu de fasciations par multiplication d'ébauches au sens de MOQUIN-TANDON (101) .

C.-Virescences

Ce type d'anomalies correspondant à la reversion végétative de l'inflorescence sera considéré plus loin (voir p.148) .

III.-VARIATIONS DU NOMBRE DES PIÈCES CONSTITUANT LE CYATHE

Le phénomène d'*anonomérie* (EMBERGER ,52) ou variation du nombre des organes d'un même verticille s'observe au niveau du cyathe . Nous distinguerons la régression du nombre des pièces ou *méiomérie* et l'augmentation de leur nombre ou *pléiomérie* .

A.-Méiomérie

La méiomérie affecte l'involucre du cyathe , le nombre des fleurs mâles à l'intérieur d'une même cyme et le gynécée .

Ce phénomène , spontané chez diverses plantes , a été obtenu expérimentalement par M.ASTIÉ (2) : *Saponaria officinalis* L., *Zebrina pendula* Schnizl., *Digitalis purpurea* L.(traitements chimiques) et *Bryophyllum Daigremontianum* (Hamet et Perrier) Berger (perturbations de la photopériode) . Chez le *Saponaria officinalis* L. , la régression du nombre des pièces florales , caractéristique de certains types de Caryophyllacées , a permis d'établir une série de termes de "transition entre une fleur dialypétale complète et une fleur apétale , ou encore entre une fleur à androcée complet et une fleur unisexuée mâle ou stérile ".

Il est intéressant de remarquer que nous avons pu établir , chez l'*Euphorbia marginata* et l'*Euphorbia Lathyris* , des séries évolutives montrant à peu près tous les degrés de régression des bractées et des glandes involucrales , le terme ultime étant un cyathe réduit à une seule bractée pourvue d'une glande et axillant une fleur mâle (*Euphorbia Lathyris*). De plus, chez cette même espèce , certains involucres méiomères dialysés sont plus ou moins adnés à une bractée présentant des caractères involucraux et pouvant axiller ou non des fleurs mâles ou un rayon d'inflorescence . Dans le premier cas , il pourrait s'agir de bractées de l'involucre devenues virescentes ; dans le second , ce pourrait être des bractées surnuméraires présentant des caractères involucraux .

La réduction du nombre des fleurs mâles accompagne souvent la méiomérie de l'involucre ; elle conduit à la formation de cyathes anormaux qui présentent , chez une espèce donnée , des phénocopies de caractères appartenant à des espèces voisines . En effet , on sait que le nombre des fleurs mâles d'une cyme est variable selon les espèces : 15 (*Euphorbia marginata*), 9 (*Euphorbia Lathyris*), 3 à 5 (*Euphorbia Esula*) , 2 (*Euphorbia Tesmannii*) Mansf., MANSFELD , 91), 1 (*Euphorbia hirta* L. , NOZERAN , 105). La réduction peut être totale ; dans ce cas , si la fleur femelle subsiste , le cyathe est unisexué femelle comme nous l'avons remarqué chez l'*Euphorbia Esula* .

La réduction du nombre des carpelles se manifeste d'abord par la stérilisation de l'un d'eux qui finit par avorter ; le gynécée , alors bicarpellé, rappelle celui de la Mercuriale et d'autres Euphorbes : *Euphorbia bilocularis* et *Euphorbia tetraptera* (CROIZAT , 36) . Selon VUILLEMIN (133) , la dimérie du gynécée est commune chez les espèces à feuilles opposées ; or , il est intéressant de rappeler que ce phénomène de dimérie se rencontre fréquemment chez l'*Euphorbia Lathyris* traitée . Enfin , la fleur femelle est très rudimentaire ou même avortée : les cyathes sont alors unisexués mâles .

A l'intérieur de ces cyathes rudimentaires unisexués , une contraction des pédoncules floraux mâles ou femelle aurait pour conséquence la réalisation d'un ensemble unisexué , "périanthé" , rappelant les caractères de certains genres d'Euphorbiacées décrits par WEBSTER (136) : *Savia* (fleur mâle périanthée , composée de 5 étamines et parfois d'un gynécée vestigial, fleur femelle composée d'un gynécée tricarpellé sessile) , *Andrachne* (fleur mâle composée de 5 étamines épisépales) , *Manihot* (fleurs mâles avec calice gamophylle "cyathiforme") , *Croton*, *Argythamnia* , mais ils ne sont tout de même pas autre chose que des "états préfloraux" au sens d'EMBERGER (50, 52) .

Nous soulignerons le fait que la méiomérie joue un rôle certain dans l'évolution : en effet , les cyathes très rudimentaires que nous avons obtenus constituent bien réellement des stades de transition vers une fleur unisexuée et nous permettent de confirmer la théorie des "états préfloraux" admirablement élaborée et illustrée par EMBERGER (52) et NOZERAN (105) à l'aide de séries évolutives choisies à l'intérieur de plusieurs familles : Moracées, Euphorbiacées , Graminées , etc..

B.- Pléiomérie

Nous envisagerons la pléiomérie par coalescence de cyathes (fasciation) dont le résultat est la formation de "syncyathiums" , et la pléiomérie par induction de pièces surnuméraires (multiplication d'ébauches ou reprise d'activité des hélices foliaires) .

1.-FORMATION DE "SYNCYATHIUMS"

Chez l'*Euphorbia marginata* et l'*Euphorbia Lathyris* , la coalescence de rayons de divers ordres , accompagnée parfois de leur contraction , a pour

conséquence la formation de "syncyathiums" réunissant 2 à n cyathes ; en même temps , le nombre des bractées involucreales peut diminuer par avortement ou augmenter par multiplication des ébauches .

Des fasciations de fleurs mâles peuvent avoir lieu à l'intérieur des "syncyathiums" mais aussi des cyathes simples . Par contre , les synanthies femelles n'existent que dans les "syncyathiums" .

La coalescence des cyathes , observée spontanément chez quelques Euphorbes (*Euphorbia Characias* L., *Euphorbia amygdaloides* L.) , a été obtenue expérimentalement chez l'*Euphorbia Peplus* L. par M-Th. LE BEC (82) . Les synanthies , beaucoup plus fréquentes , ont été signalées par de nombreux auteurs , soit à l'état spontané : *Streptocarpus* (MOQUIN-TANDON , 101) , *Petunia* (GODRON , 65) , *Lonicera* (VELENOWSKY ; 129) , *Tropaeolum* , *Linaria* (VUILLEMIN , 133) , *Cornus Mas* L. et *Jasminum fruticans* L. (NOZERAN , 105) , etc. , soit induites expérimentalement : *Chrysanthemum segetum* L. (CHOUARD , 25) , *Saponaria officinalis* L. , *Bryophyllum Daigremontianum* (Hamet et Perrier) Berger , *Digitalis purpurea* L. , *Zebrina pendula* Schnizl. et *Cleome spinosa* L. (M. ASTIÉ , 2 , 4) , *Reseda odorata* L. (M. HERPIN , 74) , *Anagallis arvensis* L. (AYMARD , 9) .

Ainsi les "syncyathiums" que nous avons obtenus expérimentalement représentent des ensembles pléiomères au sens de DE CANDOLLE (46) et viennent à l'appui de la théorie d'EMBERGER (50,52) sur les contractions d'inflorescences .

2.-PLEIOMERIE PAR INDUCTION DE PIÈCES SURNUMÉRAIRES

Des pièces surnuméraires végétatives ou reproductrices, provenant d'une multiplication des ébauches ou d'une reprise d'activité des hélices foliaires , peuvent se différencier à côté des organes normaux ; parfois les ébauches dédoublées , manquant de place pour se développer librement , deviennent cohérentes et s'unissent aux pièces normales . De telles anomalies atteignent les pièces involucreales et les gynécées .

A.-PIÈCES INVOLUCRALES

Les involucre de certains cyathes sont caractérisés par un nombre élevé de bractées et de glandes normales , l'isométrie étant respectée . Chez l'*Euphorbia marginata*, nous avons décrit tous les stades intermédiaires

entre un type normal pentamère et un type pléiomère composé de 9 bractées et de 9 glandes , phénomène déjà signalé chez la même espèce par NOZERAN (105) et chez l'*Euphorbia capitulata* par CROIZAT (36) . Ces involucres pléiomères , parfois dialysés , sont constitués de bractées dont certaines au moins résultent vraisemblablement d'un dédoublement d'ébauches . Nos résultats viennent à l'appui de la théorie de DE CANDOLLE (47) et MOQUIN-TANDON (101) selon laquelle les fasciations correspondent à la "dilatation d'un axe unique" avec multiplication des ébauches .

Il est intéressant de noter aussi l'existence de certaines bractées surnuméraires à caractères involucraux (apex lacinié , glandes marginales et cymes de fleurs mâles à leur aisselle) , insérées soit sur le pédoncule d'un cyathe (involucre généralement pléiomère) , soit sur le pédoncule d'une fleur femelle appartenant aussi à un cyathe dont l'involucre est souvent pléiomère . Leur position au-dessus ou au-dessous d'un involucre normal, ou encore à son niveau , est corrélative du degré de l'élongation de l'axe du cyathe . Un phénomène semblable a déjà été signalé chez quelques espèces d'Euphorbe par H. BODMANN (17) : *Euphorbia Cyparissias* L., *Euphorbia polychroma* Kern. , *Euphorbia verrucosa* Lam., *Euphorbia mamillaris* L. et *Euphorbia globosa* Sims . En conclusion , l'existence de ces pièces involucrales surnuméraires , libres ou réunies en involucres pléiomères (fig. 96₂, 96_{5a}), nous permet d'affirmer qu'un cyathe résulte de la contraction d'un axe inflorescentiel défini (fleur femelle terminale) sur lequel des bractées , axillant des inflorescences mâles , disposées suivant une spirale très contractée par suite d'une inhibition de croissance longitudinale , paraissent insérées au même niveau .

B. - GYNECEES

Nous avons décrit trois types de pléiocarpie apparues chez l'*Euphorbia marginata* et l'*Euphorbia Esula* .

a. - Pléiocarpie complémentaire

Chez l'*Euphorbia marginata* , certains gynécées sont composés de 4 et 5 carpelles : il s'agit d'un phénomène de pléiocarpie complémentaire qui , selon VUILLEMIN (133) , correspond à une "anomalie régulatrice" susceptible de faire réapparaître un caractère ancestral . La pentamérie florale

existe d'ailleurs chez certaines Euphorbiacées soit au niveau des pièces périanthaires , soit au niveau du gynécée ; ce type 5 caractérise également les bractées involucreales du cyathe et le nombre de cymes mâles qui les accompagnent . Le périanthe est pentamère et le gynécée tricarPELLÉ chez *Ricinocarpus stylosus* Diels , *Jatropha multifida* L. (NOZERAN , 105), *Savia* , *Argythamnia* (WEBSTER , 136); le nombre des carpelles peut être variable : *Aleurites* (3 à 5) , *Cnidroscolus* (3 , rarement 5) , *Phyllanthus* (3, parfois 4 à 12) , *Hippomane* (5 , parfois 6 à 9) (WEBSTER, 136).

Ajoutons que des cas de pléiocarpie complémentaire ont été signalés chez 1' *Euphorbia Paralias* L. (5 carpelles , CLOS , 27) , la Mercuriale (3 et 4 carpelles , BLARINGHEM , 16) .

Ainsi , la tendance à l'isomérisie du verticille des carpelles vis à vis des autres verticilles serait donc un caractère latent chez les Euphorbiacées comme on l'a signalé chez de nombreuses autres familles : Gentianacées , Composées , Campanulacées , Caryophyllacées (VUILLEMIN , 133) ; M.ASTIÉ (2) a obtenu chez la Saponaire des gynécées tricarPELLÉS ou pentacarPELLÉS à la place du gynécée dimère normal , G.DEBRAUX et M.ASTIÉ (44) chez le *Delphinium* (4 ou 5 carpelles à la place d'un gynécée normalement trimère) , M.LECOCQ (83) chez le *Digitalis purpurea* (5 carpelles à la place du gynécée bicarPELLÉ) .

b.-Pléiocarpie supplémentaire

Par multiplication des ébauches , le nombre des carpelles peut devenir supérieur à 5 . Selon VUILLEMIN (133) , la pléiocarpie supplémentaire relève d'une "pléiocyclie supplémentaire" même lorsque les carpelles en surnombre sont "insérés au niveau des carpelles normaux dont le nombre est surpassé" .

Ce phénomène , observé chez l'*Euphorbia Esula* par GUILLEMIN (71) selon lequel les carpelles surnuméraires résulteraient d'une "transformation des étamines" , était considéré par VUILLEMIN (133) comme un cas de "pléiomérisie substitutive" . Nous avons bien observé des cas de sexualisation femelle des étamines mais jamais les carpelles ainsi obtenus n'interviennent dans la constitution des gynécées pléiocarpes . Par contre , il est intéressant de rappeler que nous avons mis en évidence la différenciation, sur le pédoncule floral femelle , de pièces à caractères sexuels femelles dominants ,

voire de véritables carpelles stériles ; dans de telles pièces , la sexualisation femelle est d'autant plus accentuée qu'elles sont insérées plus près du gynécée . S'il existe des hormones sexuelles chez les plantes , on se trouve ici en présence d'un gradient de circulation de ces "hormones" .

La pléiocarpie supplémentaire résulterait donc d'une multiplication des ébauches carpellaires , au niveau même du gynécée , auxquelles pourraient s'adjoindre des "carpelles" différenciés sur le pédoncule floral femelle par suite d'une reprise anormale de l'activité des hélices foliaires ayant donné naissance aux bractées involucrales normales .

c.-Pléiocarpie par prolifération de carpelles surnuméraires

Les phénomènes de prolifération ont posé de nombreux problèmes aux Botanistes et une excellente mise au point des différents travaux sur cette intéressante question a été réalisée par M.ASTIE (2) ; nous n'y reviendrons pas .

Les proliférations que nous avons observées intéressent des gynécées normalement syncarpes ("proliférations fructipares" de MOQUIN-TANDON, 101 , "proliférations médianes endocarpiques" de GODRON , 65, "accrescence centripète" du gynécée de VUILLEMIN , 133) ou des gynécées virescents ("proliférations médianes anthogéniques" de GODRON , 65 , "diaphyse" de VUILLEMIN, 133) .

Lorsque le gynécée prolifère est syncarpe , la prolifération a pour résultat la superposition de deux gynécées ; le gynécée de second ordre , bi- ou tricarpellé , fait saillie entre les styles et les stigmates du gynécée de premier ordre généralement pentacarpellé ; de tels gynécées donnent naissance à des fruits superposés , nous en avons décrit plusieurs chez l'*Euphorbia marginata* . De nombreux exemples de ce phénomène sont connus mais les carpelles supplémentaires sont toujours plus ou moins emboîtés entre les carpelles du gynécée de premier ordre : Oranges , Melons , Pommes , Poires , Passiflores (MOQUIN-TANDON , 101) , *Saponaria officinalis* L., *Petunia violacea* Lindl. (GODRON , 65), *Lycopersicum esculentum* Mill. (VUILLEMIN, 133) .

Lorsque le gynécée prolifère est virescent , l'axe s'accroît bien au-delà des carpelles foliacée et se termine encore par un gynécée de second ordre ; il s'agit , ici , du phénomène de "diaphyse" que nous avons décrit chez l'*Euphorbia Esula* , phénomène au cours duquel , selon VUILLEMIN (133) , la "tige reparaît et s'allonge au-delà , soit de la fleur complète , soit des

carpelles stériles et semblables à des feuilles".

Ainsi , nous voyons donc que la reprise de l'activité des centres générateurs , la multiplication des ébauches et les phénomènes de coalescence jouent un rôle important dans l'établissement de la pléiomérie .

IV.-REVERSION VEGETATIVE ET SEXUALISATION

La théorie classique de la métamorphose due à GOETHE (69) admet que les organes floraux sont des feuilles modifiées réunies au sommet de l'axe . Cet auteur , pour qui les organes les plus élevés sur l'axe sont "les plus parfaits" , reconnaissait deux catégories de métamorphoses :

- une "métamorphose descendante" ou transformation d'organes en "organes inférieurs",
- une "métamorphose ascendante" ou transformation d'organes en "organes supérieurs" .

DE CANDOLLE (46) considérait la transformation des "organes fondamentaux" en "organes accessoires" comme une "dégénérescence" et le phénomène inverse comme un "perfectionnement" . MOQUIN-TANDON (101) , en ce qui concerne les transformations entre étamines et carpelles , estimait qu'il n'y avait "ni une dégénérescence , ni un perfectionnement , mais un simple changement , une *métamorphose*" qui désigne "certaines modifications profondes qui changent la nature et le fonctionnement des organes appendiculaires et leur donnent la structure et le rôle qui appartiennent à d'autres organes " . Les métamorphoses anormales des végétaux étaient classées par cet auteur en deux groupes :

- métamorphoses entre organes fondamentaux ou accessoires ,
- métamorphoses entre individus (transformations d'une fleur en bourgeon feuillé ou inversement) .

Parmi les métamorphoses d'organes fondamentaux , la transformation en feuilles désignée sous le nom de "*viræ æres*" (ENGELMANN , 54) est l'une des plus communes .

Récemment , EMBERGER (53) , considérant la théorie classique de la métamorphose comme un peu "simpliste", estimait cependant que " les organes floraux (sépales , pétales , étamines , carpelles) sont des feuilles , celles-ci étant elles-mêmes originellement des ensembles caulinaires " .

Certains Morphologistes actuels se sont donné pour tâche la démonstration expérimentale de l'aphorisme de ce célèbre savant ; nous ne citerons pas ici tous les travaux se rapportant à cette question . Nous essaierons de mettre en évidence certaines homologues qui prouvent que *la feuille reproductrice n'est pas autre chose qu'une feuille de feuillage modifiée* .

Nous examinerons en premier lieu la reversion végétative (virescence) du cyathe puis l'apparition de caractères sexuels sur les organes foliaires ; nous envisagerons séparément l'existence de "fleurs hermaphrodites" qui résultent d'une sexualisation mâle ou femelle des carpelles ou des étamines .

A.-Reversion végétative

Nous examinerons le phénomène concernant l'involucre , les fleurs mâles, les fleurs femelles puis l'ensemble du cyathe .

1.-INVOLUCRE

La virescence de l'involucre se manifeste en premier lieu par la régression des glandes puis par l'individualisation progressive des bractées et la disparition de tout caractère involucrel (languettes apicales , pubescence , cymes de fleurs mâles) . Nous avons obtenu tous les termes de transition entre un involucre gamophylle pentamère normal et 5 bractées libres , entièrement virescentes , insérées sur une spirale plus ou moins contractée.

La virescence de l'involucre du cyathium des Euphorbes est connue depuis longtemps . Dès 1823 , ROEPER (113) remarquait le dédoublement des glandes de l'*Euphorbia palustris* L. ; plus tard , MASTERS (95) signalait la reversion des bractées en feuilles chez l'*Euphorbia pusilla* , l'*Euphorbia Lathyris* et l'*Euphorbia Cyparissias* . De nombreux auteurs ont d'ailleurs cité le cas de l'*Euphorbia Cyparissias* : SCHMITZ (116) , MOLLIARD (97,99) , H.BODMANN (17) ; MOLLIARD (99) a même précisé les rapports existant entre la virescence de l'involucre et le parasitisme des plantes par l'*Uromyces scutellatus* Schrank et l'*Uromyces proeminens* (Duby) Lev.. Enfin , la virescence a été provoquée expérimentalement , sous l'influence du 2,4-D, chez l'*Euphorbia Cyparissias* (G.DEBRAUX et M.ASTIÉ , 42 , M.ASTIÉ , 2) et chez l'*Euphorbia Peplus* (M-Th.LE BEC , 82) .

Ces phénomènes de virescence sont extrêmement importants car ils nous

permettent de préciser la nature foliaire de l'involucre sur laquelle nous reviendrons plus loin (voir p.156) .

2.-FLEURS MALES

Chez les trois espèces étudiées , des staminodes occupent souvent la place des étamines ; cette manifestation de la virescence est un phénomène connu. Chez le *Jatropha Pohlana* , MULLER (102) décrit une étamine virescente formée de deux lames foliacées cohérentes au niveau de la nervure médiane , cas rappelé par MASTERS (95) qui signale également la "phyllodie" des étamines de l'*Euphorbia geniculata* ; CROIZAT (36) rappelle aussi l'existence fréquente de staminodes dans les Euphorbes de la section *Diacanthium*. Ces faits n'ont rien d'étonnant car on sait que chez les Euphorbiacées , les étamines du *Plagianthera oppositifolia* R. et Zoll. (BAILLON , 10) sont du "type laminaire primitif" , les anthères étant placées de part et d'autre d'un connectif élargi et foliacé , ce qui montre un caractère primitif de l'étamine . La virescence tend par conséquent à reconstituer l'étamine primitive du *Plagianthera* .

De nombreux cas de virescence des pièces mâles ont été induits expérimentalement sous l'influence du 2,4-D ou des perturbations de la photopériode chez diverses plantes : Saponaire , Capucine , *Cleome spinosa*, et , M.ASTIÉ (2) a démontré l'homologie qui existe entre l'étamine et la feuille diplophylle , les sacs polliniques prenant naissance "aux dépens des marges des lames dorsale et ventrale de la feuille" , ces lames étant irriguées par des faisceaux libéro-ligneux inverses .

Les staminodes que nous avons obtenus chez les Euphorbes étudiées sont comparables aux différents exemples précédents ; une certaine foliarisation se manifeste bien au niveau du connectif et des sacs polliniques mais nous n'avons jamais observé la virescence complète de l'étamine ; ainsi , à la place de deux sacs polliniques dorsi-ventraux s'individualisent une lame dorsale pétaloïde vascularisée et une étroite lame ventrale non irriguée .

Nous ferons observer une fois de plus que les faits expérimentaux viennent à l'appui des faits d'observation et nous permettent d'affirmer que l'étamine du genre *Euphorbia* est l'homologue d'une feuille diplophylle .

3.-FLEUR FEMELLE

La virescence spontanée ou expérimentale des carpelles est un phénomène signalé depuis longtemps chez diverses plantes , en particulier dans les fleurs doubles, par de nombreux auteurs : MOQUIN-TANDON (101) , BRONGNIART (21) , CLOS (29,30) , MASTERS (95) , VUILLEMIN (133) , G.DEBRAUX(7), M.ASTIÉ (2,5,7); CLOS , en particulier , avait décrit des carpelles qui prennent la forme de "sépales" chez l'*Euphorbia segeta* *l*is .

Chez les Euphorbes que nous avons étudiées , la virescence peut affecter un ou plusieurs carpelles et , dans ce cas , les gynécées virescents sont prolifères , le gynécée de second ordre pouvant être lui-même virescent .

La première manifestation est la dialycarpie ; les carpelles s'ouvrent le plus souvent de l'apex vers la base le long de leur ligne de suture , ils sont généralement stériles bien que nous ayons observé quelques cas de "gymnospermie" ; puis les branches stigmatiques régressent en même temps que l'apex s'accroît en se foliarisant . Nous avons pu mettre en évidence plusieurs termes de transition entre un carpelle normal et une "feuille" présentant encore quelques caractères femelles . Nous signalerons particulièrement certains carpelles partiellement ouverts et terminés par un apex foliacé pubescent (caractère involucral de l'*Euphorbia Esula*) flanqué de deux branches stigmatiques ; d'autres , entièrement ouverts et foliacés , ne sont plus reconnaissables qu'à la présence d'un bourrelet marginal stigmatique et de grandes cellules sous-épidermiques adaxiales caractéristiques de la paroi ovarienne normale ; ces pièces sont alors parcourues par trois nervures principales , l'une médiane , les deux autres latérales : elles ont acquis un caractère foliaire .

Nos observations sont donc en accord avec la théorie appendiculaire classique selon laquelle le carpelle est une feuille spécialisée (VAN TIEGHEM , 126 , 127 , GOEBEL , 66 , 67 , GLUCK , 63 , E.SAUNDERS , 114 , TROLL , 124 , 125) .

4.-LE CYATHE

Plusieurs formes de transition entre un cyathe normal et un rameau végétatif ont été mises en évidence chez l'*Euphorbia Esula* parasitée par les écidies d'un Champignon , l'*Uromyces pisi* , ou les larves d'un Diptère , le *Perrisia capsulae* .

Parmi les cas de virescence partielle , on peut noter le phénomène très particulier d'hypertrophie de l'involucre , accompagné de l'avortement plus ou moins important des fleurs mâles et femelle , sous l'action du *Perrisia capsulae* ; le cyathe est alors remplacé par une "acrocécidie" , galle plus ou moins ovoïde , presque close , renfermant les larves de l'insecte . Le phénomène peut atteindre les extrémités des tiges dont les feuilles s'hypertrophient , s'enroulent et deviennent plus ou moins cohérentes autour des larves . Ces acrocécidies ont déjà été décrites chez l'*Euphorbia Esula* , l'*Euphorbia Cyparissias* (MASSOLONGO , 94 , DARBOUX et HOUARD , 40 , HOUARD , 78) , l'*Euphorbia dulcis* et l'*Euphorbia Pithyusa* (DARBOUX et HOUARD , 40) .

La virescence complète , désignée sous le nom de "chloranthie" par MOQUIN-TANDON (101) s'accompagne généralement d'un avortement des fleurs mâles et femelle et d'une reprise de l'activité végétative ; au centre de l'involucre virescent se développe un rameau entièrement végétatif . La virescence du cyathe des Euphorbes résultant d'un parasitisme végétal ou animal a été signalée à plusieurs reprises chez l'*Euphorbia segetalis* L. (MOQUIN-TANDON, 101), l'*Euphorbia Esula* (CLOS , 26 , HOUARD , 78 , C.COQUEN et M.ASTIÉ , 35), l'*Euphorbia Cyparissias* (MAGNIN , 90 , MOLLIARD, 97, HOUARD , 78), l'*Euphorbia dulcis* et l'*Euphorbia Gerardiana* (HOUARD, 78). D'autre part , la virescence du cyathe a été provoquée expérimentalement chez l'*Euphorbia Cyparissias* (G.DEBRAUX et M.ASTIÉ , 42, M.ASTIÉ , 2) et l'*Euphorbia Peplus* (M-Th.LE BEC , 82). Par ailleurs , de nombreuses virescences florales spontanées ou expérimentales ont été décrites chez diverses plantes ; nous ne citerons que les résultats obtenus récemment , sous l'influence de perturbations de la photopériode , chez le *Primula obconica* Hance (M.ASTIÉ et G.DEBRAUX ; 6), le *Cleome spinosa* (M.ASTIÉ , 3) , le *Begonia tuberhybrida* Voss. (M.LECOCQ , 7) .

Il est intéressant de faire remarquer que l'influence d'un parasite végétal se traduit par l'induction de modifications tératologiques comparables à celles que peuvent provoquer soit un parasite animal , soit des pulvérisations d'une substance chimique (2,4-D) , soit encore des perturbations du rythme photopériodique ; ces causes si diverses exercent toutes le même type d'influence sur l'équilibre physiologique de la plante : dans le cas présent , la sexualisation n'a pas abouti .

B.-Sexualisation

La sexualisation peut affecter les bractées d'inflorescence (bractées trichasiales et dichasiales) qui revêtent des caractères involucraux et les bractées involucrales qui se "glandularisent" , puis acquièrent des caractères sexuels mâles ou femelles .

1.-ACQUISITION DE CARACTERES INVOLUCRAUX PAR LES BRACTEES D'INFLO- RESCENCE

Nous avons insisté sur les modifications très intéressantes illustrant les homologues qui peuvent exister entre bractées d'inflorescence et bractées involucrales du cyathe . Chez l'*Euphorbia marginata* , tous les termes de transition existent entre une bractée normale et une pièce foliacée , laciniée et glandularisée , c'est-à-dire presque une bractée involucrale normale .

La différenciation de glandes marginales sur le limbe d'une bractée dichasiale est corrélative d'une modification de la nervation ; les trois traces foliaires , normalement réunies pour former la nervure médiane , s'individualisent : l'une des deux traces latérales irrigue la glande , l'autre se ramifie dans le limbe . La glande marginale irriguée par une seule trace foliaire est donc l'équivalent de la moitié de la glande involucrale normale , ce qui permet de confirmer l'origine double de cette dernière .

Parallèlement à la glandularisation , une pilosité plus ou moins abondante se développe le long des marges du limbe , sur la face adaxiale , jusqu'au niveau de l'insertion des glandes : ce caractère est typique des involucres normaux .

La glandularisation des bractées d'inflorescence a déjà été signalée par ROEPER (113) chez l'*Euphorbia helioscopia* L. et l'*Euphorbia palustris* L. et observée par nous-même chez l'*Euphorbia Characias* L. et l'*Euphorbia amygdaloïdes* L. parasitées par des Champignons .

L'acquisition de caractères involucraux par les bractées d'inflorescence permet donc de confirmer la nature foliaire des bractées involucrales et d'émettre une hypothèse quant à l'origine des glandes (voir p.157) .

2.-MODIFICATIONS DES BRACTEES INVOLUCRALES

Chez l'*Euphorbia marginata*, nous avons mis en évidence la glandularisation partielle ou totale de l'apex bractéal et la sexualisation mâle ou femelle des bractées involucrales .

La glandularisation , par suite d'un certain gradient physiologique , atteint d'abord les languettes voisines des glandes puis s'étend aux languettes apicales qui peuvent alors s'unir en une volumineuse glande à l'aiselle de laquelle on retrouve cependant la cyme de fleurs mâles, caractéristique d'une bractée involucrale normale .

La sexualisation des bractées involucrales n'est pas un phénomène fréquent . Le caractère mâle se manifeste , dans certains involucre dialysés , par la différenciation d'une demi-anthère marginale remplaçant une demi-glande . La sexualisation femelle se traduit par l'apparition de bourrelets ou de branches stigmatiques sur les marges de certaines bractées involucrales , généralement dans leur région apicale ; parfois les languettes elles-mêmes deviennent stigmatiques ; enfin , de véritables carpelles ouverts peuvent remplacer des bractées involucrales et axiller les cymes de fleurs mâles correspondantes . Cette tendance à la sexualisation femelle est corrélativement accompagnée de la structure histologique caractéristique de la paroi ovarienne normale (hautes cellules sous-épidermiques adaxiales) .

Ces phénomènes de sexualisation des bractées sont à rapprocher de ceux qu'ont décrits EMBERGER (52) chez le *Colchicum autumnale* L. et NOZERAN (105) dans l'inflorescence mâle des *Cephalotaxus* et l'épi de l'*Ane-miopsis californica* Hook. et Arn. (Saururacées) ; ces auteurs signalent , chez ces plantes , un "transfert de la fonction reproductrice" aux bractées axillantes ; une semblable acquisition de caractères reproducteurs par différents organes a été démontrée expérimentalement chez le *Primula obconica* Hance par M.ASTIÉ et G.DEBRAUX (6) : bractées de l'involucre , sépales , pétales , étamines, tendent à acquérir , sous l'influence de la lumière , la morphologie du carpelle .

V.-PHENOMENES D'INTERSEXUALITE

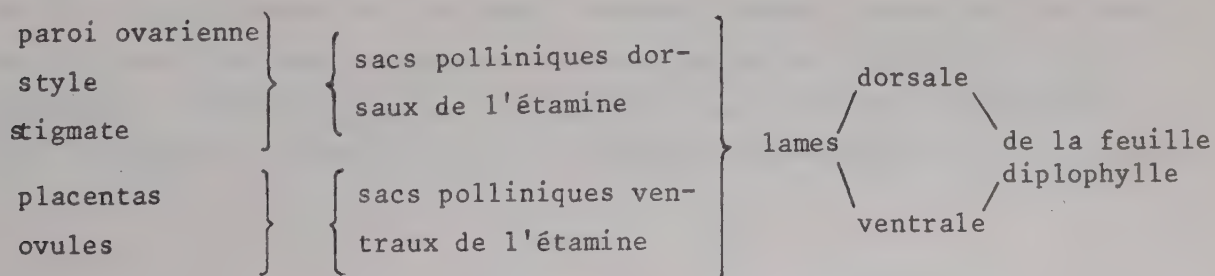
Nous avons mis en évidence deux types de "fleurs hermaphrodites" chez

l'*Euphorbia marginata* et l' *Euphorbia Esula* : fleurs mâles dont les étamines présentent des caractères sexuels femelles , fleurs femelles dont les carpelles présentent des caractères sexuels mâles ou bien encore sont remplacés par des étamines .

De tels phénomènes d'intersexualité ont été signalés chez certaines Euphorbiacées : sexualisation femelle chez l'*Euphorbia Esula* L. (GUILLEMIN, 71), l'*Euphorbia Cyparissias* L. (SCHMITZ , 116 , H.BODMANN , 17) , l'*Euphorbia polychroma* Kern. (H.BODMANN, 17) , l'*Argomuellera macrophylla* Pax (NOZERAN , 105) , ou sexualisation mâle chez l'*Euphorbia palustris* L. (ROEPER , 113) , le Ricin (BAILLON , 10) , l'*Euphorbia polychroma* Kern. (H. BODMANN , 17) ; des pièces intermédiaires entre étamine et carpelle , apparues spontanément ou induites expérimentalement , ont été maintes fois signalées ou décrites chez de nombreuses Angiospermes . Dans certains cas , les fleurs unisexuées deviennent hermaphrodites par addition d'étamines ou de carpelles différenciés à la place d'organes vestigiaux ou avortés : Mercuriale (BAILLON , 10 , CLOS , 27,28 , BLARINGHEM , 16 , DURAND , 48) , *Cluytia semperflorens* et Ricin (BAILLON , 10 , CLOS , 27 , MASTERS , 95).

Nous avons montré que l'une des premières manifestations de la sexualisation femelle est la différenciation d'appendices stigmatiques dans la région apicale des sacs polliniques dorsaux , ces types d'étamines rappellent d'ailleurs celles du *Zuckertia cordata* Herb.Mus. , Euphorbiacée décrite par BAILLON (10) . Un stade plus avancé de la sexualisation femelle est caractérisé par la formation d'un "ovaire" rudimentaire à la place d'un sac pollinique dorsale, toute la lame dorsale de l'anthère contribuant à la formation d'un style terminé par un stigmate entier ; enfin un véritable carpelle peut remplacer une étamine . Inversement , la sexualisation mâle du carpelle se traduit d'abord par l'existence de sacs polliniques sur ses marges, puis par la formation d'une véritable anthère à la place d'un carpelle .

Il nous semble donc que les homologues peuvent s'établir de la façon suivante :



Nos résultats viennent donc à l'appui de l'hypothèse formulée par M. ASTIÉ (2) à propos de la Saponaire : "...le carpelle serait l'homologue d'une feuille diplophylle dont la lame dorsale est stérile , les ovules étant portés par les deux marges de la lame ventrale épaissies en placentas".

D'autre part , il est intéressant de remarquer que les fleurs femelles porteuses de caractères mâles , généralement différenciées à l'extrémité d'axes courts (pédoncules) , remplacent toujours les fleurs mâles les plus âgées , elles sont tri- ou tétramères ; il semble que de telles fleurs résultent d'une croissance insolite de l'"axe" principal normalement très contracté de la cyme de fleurs mâles , susceptible comme le pédoncule femelle du cyathe de se terminer par une fleur femelle ici imparfaite ; parfois même , des cymes de fleurs mâles axillées par des bractées "involucrales" sont différenciées sur cet axe : la cyme mâle est donc devenue une cyme bisexuée .

On peut encore interpréter l'existence de ces fleurs "hermaphrodites" de la façon suivante . Ne s'agirait-il pas de la sexualisation femelle d'étamines appartenant à des fleurs pluristaminées ? Ces morphoses seraient alors voisines de certaines fleurs tristaminées décrites par NOZERAN (104 , 105) chez le *Gymnanthes lucida* Swartz. , le *Sebastiania Klotzschiana* Müll. Arg., l'*Actinostemon conceptionis* (Chod. et Hassler) Pax et K. Hoffm., le *Maprounea brasiliensis* St. Hil. (chez cette dernière espèce , il y a coalescence des étamines) . La différenciation de telles fleurs pluristaminées correspondrait à la réapparition d'un caractère ancestral au niveau de la fleur mâle du genre *Euphorbia* puisque , selon NOZERAN (105) , la "fleur unistaminée nue (type *Euphorbia* ou *Gymnanthes hypoleuca* Benth.)" résulterait de la "fleur multistaminée-périanthée (type *Mercurialis*)" par suite de "processus de réduction et de concrescence" .

Nous aurions également pu considérer comme une fleur pluristaminée la "fleur hermaphrodite" composée de deux étamines et d'un carpelle (*fig. 94*, p. 109) , mais cette interprétation semble incompatible avec la présence , dès la base du pédoncule , de deux faisceaux libéro-ligneux latéraux destinés aux deux étamines ; à propos de l'origine de la fleur mâle du genre *Euphorbia* , NOZERAN (105) utilise un exemple de coalescence d'étamines , chez l'*Euphorbia dendroïdes* L., qui ressemble au nôtre mais , il ne précise

pas la structure anatomique du pédoncule floral ; ne s'agirait-il pas plutôt d'une fasciation de fleurs mâles et non d'un pédoncule portant deux étamines ?

Quoi qu'il en soit , ces phénomènes d'intersexualité nous permettent d'affirmer d'une part , les homologues qui existent entre étamine et carpelle , et , d'autre part , l'origine pluristaminée de la fleur mâle .

VI.-PHENOMENES DE PROLIFIGATION

Les "proliférations" latérales" (GODRON , 65) , déjà signalées chez l'*Euphorbia palustris* et l'*Euphorbia Cyparissias* (ROEPER , 113 , SCHMITZ , 116) correspondent à des formations variées remplaçant les fleurs mâles .

Chez l'*Euphorbia Esula* , dans les cyathes virescents , toutes les fleurs mâles avortent généralement et les bractées involucrales axillent alors un bourgeon végétatif plus ou moins développé ou un rayon terminé par un cyathe plus ou moins virescent .

Chez l'*Euphorbia marginata* , les fleurs mâles les plus âgées de certaines cymes sont remplacées par de véritables rayons d'inflorescence terminés par des cyathes (*fig. 96*) . Les pédoncules des fleurs deviennent des axes terminés généralement par une fleur femelle anormale et portant des bractées "involucrales" en nombre variable , insérées à des niveaux différents (inflorescence lâche) ou au même niveau (inflorescence contractée : on a alors un involucre gamophylle) . D'une part , ces inflorescences lâches , ainsi que certains cyathes virescents , montrent une dislocation du "verticille" des bractées involucrales et rappellent certaines "anomalies" signalées par BOUREAU (19) dans le genre *Equisetum* ("disposition spiralée des gaines foliaires") . D'autre part , ces inflorescences lâches , considérées comme des cyathes imparfaits , rappellent les paracyathiums et les précyathiums décrits par NOZERAN (105) . L'inflorescence paracyathiale du *Jatropha* est formée d'une "grappe définie de cymes bipares passant à des cymes unipares scorpioïdes ; la fleur terminale est la fleur femelle ; toutes les fleurs constituant les inflorescences secondaires sont mâles " . L'inflorescence du *Mercurialis ambigua* L. décrite par DURAND (48) est un paracyathium monoïque dont l'axe principal , terminé par une fleur femelle bicarpellée ,

formes de transition entre une bractée normale généralement stipulée , axillant un rayon d'inflorescence et une pièce involucrelle libre , pourvue de deux demi-glandes marginales , axillant une cyme mâle , nous a permis d'établir des homologies entre ces deux types d'organes , de confirmer la nature foliaire des bractées involucrelles et de prouver l'origine double et la valeur stipulaire des glandes .

A.-Nature foliaire des "pièces" involucrelles

La virescence de l'involucre du cyathe et l'acquisition de caractères involucreux par les bractées d'inflorescence et les bractées surnuméraires nous ont permis de confirmer la nature foliaire des "pièces" involucrelles .

Les trois traces foliaires , qui , dans les feuilles et les bractées d'inflorescence se réunissent pour former une unique nervure , s'individualisent en 3 nervures dans les bractées involucrelles normales : une médiane et deux latérales marginales . La nervure médiane se ramifie en un réseau de nervures secondaires , important chez l'*Euphorbia marginata* , moins développé chez l'*Euphorbia Lathyris* , et très réduit chez l'*Euphorbia Esula* ; les deux nervures latérales sont destinées aux glandes . La vascularisation de chaque glande normale correspond donc à deux nervures latérales parallèles appartenant à deux bractées involucrelles adjacentes .

Dans les bractées anormales (bractées involucrelles virescentes , bractées surnuméraires , bractées d'inflorescence) , le système vasculaire comprend aussi trois traces foliaires individualisées ; la nervure médiane (trace foliaire médiane) se ramifie en un abondant réseau secondaire destiné à l'ensemble du limbe ; les deux nervures latérales (traces foliaires latérales) sont destinées soit aux glandes marginales , soit au limbe . De plus , chez l'*Euphorbia marginata* , lorsqu'une seule glande marginale est différenciée , le limbe asymétrique est très développé du côté opposé à la glande ; à ce niveau , la nervation issue de la trace latérale est généralement ouverte , rappelant celle de l'appendice pétaloïde d'une glande normale . Cette partie très développée du limbe , souvent dépourvue de chlorophylle , se replie parfois et simule alors un appendice de glande (voir fig. 81₃ , p. 88) ; il semble bien que ce soit le limbe qui se différencie en appendice chez l'*Euphorbia marginata* comme le montre également l'ontogénie .

Nos résultats nous permettent donc de confirmer la *nature foliaire* des *pièces involucreales* et s'opposent aux concepts de GLUCK (63) et de TROLL (124) selon lesquels les bractées seraient des "stipules interpetiolaires" et les glandes des "phyllomes" .

B.-Les glandes involucreales

Nous avons confirmé la *nature double* des glandes involucreales (dédoublement en deux demi-glandes identiques aux demi-glandes marginales et irriguées comme elles , par une seule trace foliaire) . *Chaque glande involucreale* résulte bien de la fusion de deux demi-glandes marginales appartenant à deux bractées involucreales adjacentes . Quelle est la valeur morphologique de ces deux demi-glandes ?

Selon J.HABER (72) , les glandes seraient d'origine caulinare ; nos résultats infirment une telle hypothèse . En effet , les faisceaux libéro-ligneux destinés aux glandes correspondent aux traces foliaires latérales des bractées involucreales et non à des ramifications de l'axe primaire des cymes mâles comme le pense cet auteur ; d'ailleurs , dès la base du cyathe , les coupes histologiques montrent l'individualisation des trois traces bractéales . De plus , la théorie de J.HABER ne permet pas d'expliquer la glandularisation anormale des organes foliaires ainsi que celle des languettes involucreales chez l'*Euphorbia marginata* ; elle ne permet pas non plus d'expliquer la présence de nombreuses glandes foliaires chez les Euphorbiacées .

Nos résultats s'opposent encore aux concepts de H.BODMANN (17) selon lesquels les glandes seraient d'origine staminale ; elles résulteraient de la fusion de deux demi-glandes , chacune d'entre elles étant considérée comme une fleur mâle . D'après cette théorie , les fleurs mâles les plus âgées seraient donc disposées entre les bractées involucreales , ce qui semble inexplicable .

Nos recherches personnelles établissent la *valeur stipulaire* des glandes (*théorie défendue* par WARMING , 134,135 , puis par NOZERAN , 105). Les stipules sont considérées par BAILLON (10) comme des organes "analogues aux lobes de la feuille" , idée reprise par VAN TIEGHEM (127) . D'après EM-BERGER (52) , des relations phylogénétiques existent entre la gaine foliaire , les stipules , les ligules qui sont tous des "organes solidaires" . Si l'on considère les concepts de CUSSET (39) sur l'origine de la feuille ,

il semble logique d'homologuer les stipules à des "métamères" susceptibles d'ailleurs de se glandulariser .

La glandularisation des stipules d'Euphorbiacées est fréquente : *Pedilanthus* , *Dalechampia spatulata* H.P., *Actinostemon acuminatus* Kl., *Tetrorchidium trigynum* (BAILLON , 10) , *Ricinus communis* , *Sebastiana Klotzschiana* Müll. Arg. (NOZERAN , 105) , *Jatropha gossypifolia* L. (SCHNELL, CUSSET et M.QUENUM , 118) . La glandularisation des lobes foliaires est également un phénomène connu . SCHNELL , CUSSET et M.QUENUM (118) qui ont mis en évidence , chez diverses Euphorbiacées tropicales , l'homologie des glandes pétiolaires et des glandes limbaires marginales (segments ou "articles foliaires" plus ou moins foliarisés) , supposent qu'elles ont la même origine et la même organisation que les glandes stipulaires ; de plus , ces auteurs constatent la présence de ces glandes à l'intérieur de familles où "la feuille a plus ou moins tendance à se lobar ou se subdiviser" (Passifloracées , Euphorbiacées , Cucurbitacées) . Chez les Crotonoïdées , F.BERNHARD (13,14) a aussi montré l'identité des glandes pétiolaires et des lobes du limbe . Enfin , SCHNELL et CUSSET (117) soulignent le "parallélisme entre la taille des glandes et le développement du limbe " .

Il est donc intéressant de rappeler ici que l'une des espèces d'Euphorbes que nous avons étudiées (*Euphorbia marginata*) est caractérisée par la présence normale de stipules subglandulaires , peu vascularisées et caduques . On sait que les stipules sont assez rares dans le genre *Euphorbia* mais cette absence doit résulter d'un avortement (NOZERAN , 105) puisqu'il existe des stipules rudimentaires chez certaines espèces : *Euphorbia marginata* , *Euphorbia serrata* L. , *Euphorbia Ipecacuanhae* L. , *Euphorbia Preslii* Guss., *Euphorbia Chamaesyce* L. , *Euphorbia Peplis* L..

D'autre part , nos recherches ont mis en évidence une tendance générale à la métamérisation des organes foliaires , feuilles et bractées d'inflorescence ; dans ces dernières , nous avons même remarqué l'individualisation de languettes marginales identiques à celles de l'apex des bractées involucrales normales (fig.51,53 ,p.60,61) . Nous avons également insisté sur la glandularisation anormale de certaines bractées (bractées d'inflorescence , bractées involucrales surnuméraires) ; rappelons qu'un des premiers stades est la différenciation , dans la région basale du limbe , d'une

petite glande morphologiquement très voisine d'une stipule (*fig.52,p.61*). Dans certains cas , nous avons même observé une glandularisation progressive des languettes les plus proches des glandes marginales (*fig.53₃,p.61* et *fig.81, p.88*). Nous pouvons donc dire que les lobes foliaires se glandularisent . Nous avons aussi remarqué , dans ces bractées anormales , la disparition unilatérale de la stipule insérée à la base de la marge laciniée et glandularisée : la glande différenciée sur la marge est donc bien l'équivalent de cette stipule qui se trouve alors placée vers le milieu du limbe avec lequel elle devient concrescente . La vascularisation, très réduite dans une stipule normale , devient plus importante ; nous avons mis en évidence toutes les formes de transition entre la vascularisation d'une stipule normale et celle d'une demi-glande marginale bien différenciée (*fig.52,53,p.61*). Nous avons encore insisté sur l'asymétrie fréquente de ces bractées anormales ; le limbe est très réduit du côté glandularisé , très développé de l'autre : la transformation de la stipule en glande marginale est donc corrélative d'une réduction du limbe .

Les glandes involucrales du cyathe , comme les glandes marginales des bractées anormales , sont donc des stipules glandularisées concrescentes avec le limbe . La connation des bractées involucrales en une urne gamophylle a pour conséquence la formation de glandes commissurales doubles provenant de la glandularisation des stipules à ce niveau .

II.-FLEURS MALES

Les inflorescences mâles qui se différencient à l'aisselle des bractées involucrales selon l'indice phyllotaxique $2/5$, sont des cymes unipares scorpioïdes contractées . La théorie selon laquelle la cyme bipare donne naissance à deux cymes unipares , défendue par SCHMIDT (115) et J.HABER (72), ne peut pas être confirmée chez les espèces qui nous intéressent . En effet , une telle organisation laisserait supposer l'existence de deux séries de fleurs mâles et de bractéoles disposées de part et d'autre de l'axe de la cyme bipare , soit quatre séries pour chaque inflorescence mâle; or , nous avons toujours observé la disposition très nette des fleurs mâles selon une cyme unipare scorpioïde (*fig.4,p.20* et *fig.6,p.22*) ; peut-être que l'une des ramifications de la cyme bipare est avortée puisqu'on rencontre

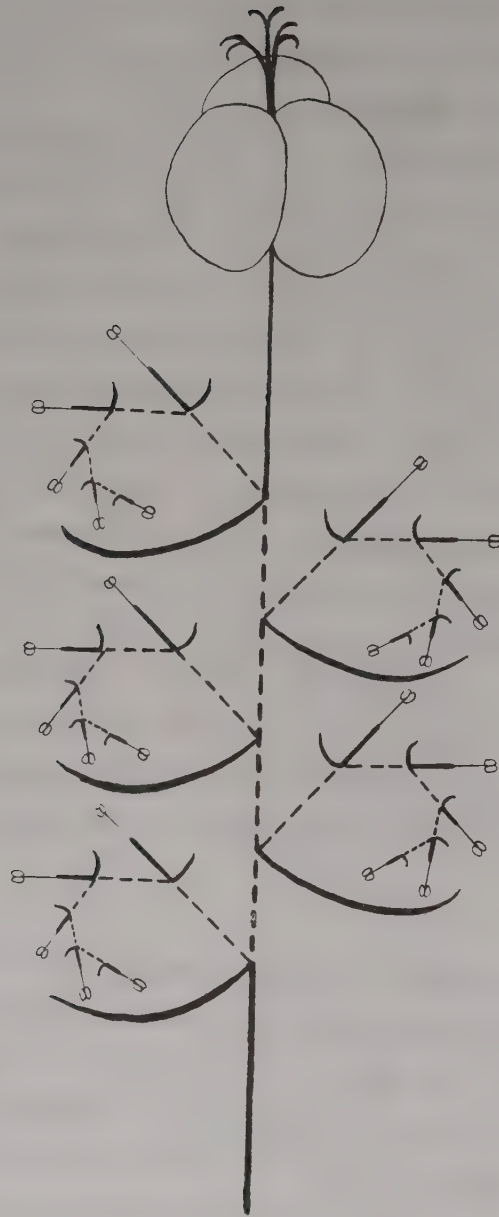


Fig. 112

de telles cymes dans les inflorescences précyathiales de l'*Anthostema Aubryanum* Baill.; cet avortement serait d'ailleurs conforme au schéma hypothétique de RICKETT (112) qui fait dériver la cyme unipare de la cyme bipare .

Chaque fleur mâle est bien réduite à une étamine insérée sur un pédoncule floral dont la nature caulinare est indiscutable (vascularisation , différenciation de bourgeons à l'aisselle de bractées insérées sur le pédoncule, proliférations) . L'origine pluristaminée de la fleur mâle (NOZERAN , 105) semble confirmée par l'existence de "fleurs hermaphrodites" , mais nos recherches ne nous permettent pas d'apporter d'arguments nouveaux en faveur de l'origine des bractéoles et du péricladium .

III.-FLEUR FEMELLE

L'unique fleur femelle centrale est réduite à un gynécée tricarpellé porté par un court pédoncule floral de structure caulinare sur lequel sont parfois différenciées des bractées involucrales surnuméraires axillant des cymes de fleurs mâles ou des carpelles surnuméraires . Au niveau de l'insertion du gynécée , le pédoncule s'épaissit en un bourrelet assimilé à un périanthe rudimentaire mais nous n'avons jamais vu réapparaître de pièces périanthaires à ce niveau .

Le carpelle du genre *Euphorbia* est une feuille spécialisée (diplophyllé) , les styles et les stigmates étant des formations marginales apicales .

IV.-ENSEMBLE DU CYATHE

Nos résultats nous permettent d'expliquer l'origine du cyathe de la façon suivante .

Un axe inflorescentiel , à croissance définie , terminé par une fleur femelle périanthée , serait pourvu de cinq ramifications principales ou inflorescences latérales , axillaires de bractées insérées à des niveaux différents selon l'indice phyllotaxique 2/5 . Chaque inflorescence latérale serait une cyme unipare scorpioïde composée de fleurs mâles pluristaminées périanthées .

Par suite d'une contraction de l'axe principal (*fig. 112*), les 5 bractées,

		<i>Euphorbia marginata</i>	<i>Euphorbia Lathyris</i>	<i>Euphorbia Esula</i>
V A S C U L A R I S A T I O N	limbe bractéal	important ré- seau de nervu- res secondai- res destinées au limbe et certaines aux glandes	quelques ner- vures secon- daires desti- nées à l'apex bractéal, une seule aux glandes	2 ou 3 nervu- res secondaires qui rejoignent les faisceaux glandulaires
	sinus dé- pourvu de glande	deux traces parallèles di- vergeant vers l'apex	aucune trace	aucune trace
	glande	très impor- tante	intermédiaire	réduite
G L A N D E		grande taille et appendicu- lée	taille moyen- ne , 2 courtes cornes renflées et glanduleu- ses	petite , 2 cour- tes cornes posté- rieures
Nombre de fleurs mâles par cyme		15	9	3 à 5

alors insérées au même niveau , deviennent coalescentes par leurs marges ; elles sont pourvues de stipules qui se glandularisent et fusionnent avec le limbe ; les stipules glandularisées s'unissent deux à deux (nature double des glandes involucreales) .

Au niveau des cymes de fleurs mâles , les rameaux se contractent , les étamines régressent , le périclanthe avorte : le résultat final est une fleur mâle unistaminée apériclanthée .

Au niveau de la fleur femelle , le périclanthe avorte .

Les phénomènes de méiomerie et la comparaison des cyathes des trois espèces qui nous intéressent permettent de confirmer la théorie d'EMBERGER (52) reprise par NOZERAN (105) selon laquelle le cyathe est un "état préfloral" . Si les phénomènes de contraction et d'avortement étaient plus importants , on aboutirait à une véritable fleur hermaphrodite ; les bractées involucreales , qui auraient valeur de périclanthe , entoureraient un verticille de cinq étamines disposées autour d'un gynécée tricarpellé .

Les degrés d'évolution des trois espèces que nous avons étudiées sont différents : l'*Euphorbia marginata* représente un type primitif (c'est la seule aussi dont les feuilles et les bractées d'inflorescence sont pourvues de stipules) , l'*Euphorbia Lathyris* un type intermédiaire , l'*Euphorbia Esula* un type évolué . Nous avons regroupé dans un tableau (p.162) certains caractères typiques de l'évolution des trois espèces : réduction progressive de la vascularisation , du nombre des fleurs mâles , de l'importance des glandes .

CINQUIEME PARTIE

CONCLUSIONS GENERALES

Nous avons obtenu les résultats généraux suivants .

- 1.- Nous avons montré que les méthodes très particulières de la Tératologie (action d'une substance chimique , perturbations du rythme photopériodique, traumatismes) ainsi que certains phénomènes de castration parasitaire d'origine animale ou végétale ont pour conséquence l'induction de morphoses très variées mais toujours comparables quelle que soit l'influence perturbatrice .
- 2.-Les feuilles diversement métamérisées , induites chez trois espèces d'Euphorbe , correspondent à des formes de régression vers l'état primitif , c'est-à-dire vers la feuille "composée de métamères" ; la structure devient caulinaire au niveau des interruptions du limbe dans les cas de segmentation transversale . D'autre part , l'inhibition de développement du mésophylle détermine aussi la régression de la structure foliaire vers une structure caulinaire , considérée comme primitive selon la théorie d'EMBERGER.
- 3.-Les inflorescences mâles sont bien des cymes unipares scorpioïdes contractées , axillées par les bractées involucreales .Chaque fleur mâle est réduite à une étamine insérée sur un pédoncule floral dont la nature caulinaire est indiscutable .
- 4.-L'étamine du genre *Euphorbia* est une feuille diplophylle .
- 5.-Les phénomènes d'intersexualité permettent d'affirmer d'une part , les homologues qui existent entre étamine et carpelle et, d'autre part , l'origine pluristaminée de la fleur mâle .

6.-Nos recherches prouvent sans ambiguïté la nature foliaire des bractées involucrales et l'origine stipulaire double des glandes .

7.-Le cyathe résulte de la contraction d'un axe inflorescentiel défini (fleur femelle terminale) sur lequel cinq bractées , axillant des fleurs mâles , sont disposées suivant une spirale très contractée par suite d'une inhibition de croissance longitudinale et paraissent ainsi insérées au même niveau . De plus, les cyathes très réduits que nous avons décrits établissent la transition vers une fleur unisexuée ; les phénomènes d'anomomérie jouent donc un rôle certain dans l'évolution .

Au cours de cette étude , nous nous sommes appliquée à mettre en évidence le plus grand nombre possible de morphoses dans le but de révéler les potentialités morphogénétiques des espèces étudiées et nous avons fait remarquer que des causes très différentes exercent le même type d'influence sur la morphologie générale de la plante et déterminent la réapparition de caractères latents . En effet , comme le fait remarquer BOUREAU (19) au sujet du seul genre survivant des Sphénophytes , l'*Equisetum* , des caractères morphologiques très variés sont "certainement encore plus ou moins inscrits à l'état potentiel dans cet ultime genre vivant" ; ce savant en conclut qu'il ne serait peut-être pas impossible " de les faire réapparaître en utilisant les méthodes modernes de la physiologie et de l'anatomie expérimentale en faisant appel à toutes les substances morphogènes que la chimie moderne met à notre disposition ".

Nos recherches viennent à l'appui de cette hypothèse énoncée par BOUREAU. En effet , nous avons montré qu'il était possible de faire réapparaître , chez trois espèces du genre *Euphorbia* , des caractères latents existant chez d'autres espèces ou chez d'autres plantes de la même famille (métamérisation du limbe , régression du nombre des fleurs mâles et des carpelles, isomérisie du gynécée) . De plus , nos résultats apportent une contribution à la démonstration expérimentale de certaines théories (régression de la feuille vers un stade caulinaire , métamérisation , nature foliaire des bractées involucrales et origine stipulaire double des glandes du cyathe, etc.).

Nous pouvons donc souligner la valeur de la tératologie dans l'interprétation des problèmes morphologiques . Il nous paraît souhaitable de poursuivre l'étude des formes anormales en faisant appel à d'autres méthodes expérimentales : cultures aseptiques , chocs de température , perturbations de la photopériode , divers traumatismes , etc.). Il faut remarquer que l'*Euphorbia Lathyris* constitue un matériel de choix pour une telle étude : c'est une plante bisannuelle , exigeant donc une vernalisation , c'est aussi une plante de jour long et nous nous proposons d'étudier son développement en rapport avec la photopériode et la thermopériode . Enfin , il faudrait ajouter à l'étude morphologique et histologique , une étude cytologique , caryologique et ontogénique des morphoses obtenues et étendre les recherches à d'autres genres de la même famille .

[illegible]

INDEX ALPHABETIQUE DES NOMS BOTANIKUES

- Acalypha tricolor*, 135.
Actinostemon acuminatus, 158.
Actinostemon conceptionis, 153.
Agaloma, 17, 18.
Aleurites, 143.
Aleurites cordata, 132.
Anagallis arvensis, 141.
Andrachne, 140.
Anemiopsis californica, 151.
 ANGIOSPERMES, 133, 152.
Anthostema, 9.
Anthostema Aubryanum, 9, 155, 161.
Argomuellera macrophylla, 152.
Argythamnia, 140, 143.
Bauhinia, 135.
Bauhinia guianensis, 134.
Bauhinia Langdorsfiana, 135.
Bauhinia purpurea, 132, 134, 135.
Bauhinia variegata, 134.
Begonia Rex, 133, 136.
Begonia tuberhybrida, 132, 133, 134,
 135, 149.
Bergenia cordifolia, 132.
 BIXALES, 15.
Brassica oleracea, 133, 135.
Bryophyllum Daigremontianum, 139, 141.
Bupleurum, 136.
 BUXACEES, 15.
Byttneria oligantha, 135.
 CALLITRICHACEES, 15.
 CAMPANULACEES, 143.
 Capucine, 133, 147.
 CARYOPHYLLACEES, 139, 143.
Caucalis, 136.
 CELASTRALES, 15.
Cephalotaxus, 151.
Ceratonia siliqua, 134.
Chamaesyce, 17.
 Champignon, 130, 148, 150.
Chrysanthemum segetum, 141.
Cleome spinosa, 132, 141, 147, 149.
 CLUTIEES, 17.
Cluytia semperflorens, 152.
Cnidoscolus, 15, 143.
Codiaeum variegatum var. *appendi-*
culatum, 11, 13, 17, 18, 31, 54, 132,
 133, 134.
Colchicum autumnale, 151.
 COLUMNIFERES, 16.
 COMPOSEES, 7, 143.
Cornus Mas, 136, 141.
Corylus Avellana, 135.
Croton, 140.
Croton appendiculatum, 134.

CROTONOIDEES, 17, 158.

Crozophora, 16.

CUCURBITACEES, 158.

CYPERACEES, 7.

Dalechampia spatulata, 158.

DAPHNIPHYLLACEES, 15, 16.

Delphinium, 143.

Diacanthium, 147.

Dianthus barbatus, 136.

DICHAPETALACEES, 15, 16.

Digitalis purpurea, 139, 141, 143.

Dipsacus, 137, 138.

Dipsacus pilosus, 138.

Dipsacus silvestris, 131.

Endophyllum euphorbiae Characiacis, 137.

Epurge, 18.

Equisetum, 154, 165.

Esula, 17, 18.

Esulae, 18.

Esule, 18.

Euphorbe, 6, 134, 135, 137, 140, 141, 142, 146, 147, 148.

Euphorbia, 1, 5, 7, 9, 15, 16, 17, 25, 131, 135, 147, 153, 158, 161, 164.

Euphorbia amygdaloides = *Euphorbia silvatica*, 131, 141, 150.

Euphorbia bilocularis, 140.

Euphorbia capitulata, 142.

Euphorbia Chamaesyce, 158.

Euphorbia Characias, 137, 141, 150.

Euphorbia Cyparissias, 131, 142, 146, 149, 152, 154.

Euphorbia dendroïdes, 153.

Euphorbia dulcis, 149.

Euphorbia Esula, 1, 11, 12, 13, 15, 18, 29, 33, 34, 38, 39, 41, 43, 44, 45, 48, 49, 52, 53, 59, 61, 62, 63, 64, 68, 69, 70, 71, 79, 81, 86, 87, 94, 98, 100, 102, 104, 105, 106, 107, 109, 113, 116, 120, 121, 131, 134, 139, 142, 143, 144, 148, 149, 152, 154, 156, 162, 163.

Euphorbia geniculata, 147.

Euphorbia gerardiana, 149.

Euphorbia globosa, 142.

Euphorbia helioscopia, 6, 150.

Euphorbia hirta, 10, 139.

Euphorbia Ipecacuanhae, 158.

Euphorbia Lathyris, 1, 11, 12, 13, 15, 17, 18, 26, 27, 32, 34, 37, 38, 41, 42, 43, 44, 48, 51, 52, 53, 55, 56, 57, 59, 61, 62, 63, 64, 66, 67, 71, 72, 73, 74, 75, 78, 90, 91, 92, 99, 117, 118, 119, 120, 131, 134, 135, 137, 138, 139, 140, 146, 156, 162, 163.

Euphorbia mamillaris, 142.

Euphorbia marginata, 1, 11, 12, 15, 18, 19, 28, 32, 33, 34, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 67, 69, 71, 72, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 96, 97, 99, 100, 101, 102, 106, 107, 111, 112, 113, 114, 117, 118, 119, 120, 131, 133, 134, 135, 137, 139, 140, 141, 142, 144, 150, 151, 152, 154, 156, 157, 158, 162, 163.

- Euphorbia palustris*, 146, 150, 152, 154.
Euphorbia Paralias, 143.
Euphorbia Peplis, 158.
Euphorbia Peplus, 131, 141, 146, 149.
Euphorbia Pithyusa, 149.
Euphorbia polychroma, 142, 152.
Euphorbia Preslii, 158.
Euphorbia pusilla, 146.
Euphorbia segetalis, 148, 149.
Euphorbia serrata, 158.
Euphorbia splendens, 8.
Euphorbia Tesmannii, 139.
Euphorbia tetraptera, 140.
Euphorbia variegata=*Euphorbia marginata*, 18.
Euphorbia verrucosa, 142.
 EUPHORBIACEES, 6, 9, 11, 15, 16, 17, 132, 134, 140, 143, 147, 152, 157, 158.
 EUPHORBIALES, 15.
 EUPHORBIEES, 17.
Gentiana cruciata, 136.
 GENTIANACEES, 143.
 GERANIALES, 15, 16.
Geranium sanguineum, 132.
 GRAMINEES, 140.
 Grenadier, 136.
 GRUINALES, 16.
Gymnanthes hypoleuca, 153.
Gymnanthes lucida, 153.
Hippomane, 143.
Jasminum fruticans, 141.
Jatropha, 9, 154, 155.
Jatropha gossypifolia, 132, 158.
Jatropha multifida, 143.
Jatropha Pohlana, 147.
 JUGLANDALES, 16.
 JULIANALES, 16.
Lactuca sativa, 133.
Lamium album, 132.
Lathyris, 17.
Laurus nobilis, 133.
Lepadenia marginata=*Euphorbia marginata*, 18.
Linaria, 141.
Lonicera, 141.
 LOPHOPYXIDACEES, 15, 16.
Lycopersicum esculentum, 144.
 MALVALES, 15, 16.
Manihot, 140.
Manniophyton africana, 132.
Maprounea brasiliensis, 153.
 Melon, 144.
 Mercuriale, 140, 143, 152.
Mercurialis, 9, 16, 153.
Mercurialis ambigua, 154.
 MORACEES, 140.
Morina longifolia, 138.
Nicotiana Tabacum, 133.
 OMBELLIFERES, 136.
 Orange, 144.
 PASSIFLORACEES, 132, 158.
 Passiflore, 144.
 PASSIONALES, 15.
Pedilanthus, 158.
Petaloma, 18.
Petunia, 141.
Petunia violacea, 144.
Phlox paniculata, 135.

PHYLLANTHOIDEES, 17.

Phyllanthus, 143.

Plagianthera, 147.

Plagianthera oppositifolia, 147.

Poinsettia, 17.

Poire, 144.

Polygonum orientale, 133.

Pomme, 144.

PORANTHEROIDEES, 17.

Primula obconica, 132, 149, 151.

Prunus domestica, 132.

Reseda odorata, 131, 141.

RHAMNALES, 15.

Rhamnus Alaternus, 132.

Ricin, 152.

RICINOCARPOIDEES, 17.

Ricinocarpus stylosus, 143.

Ricinus communis, 158.

Rouille, 13.

Rumex Acetosa, 133.

RUTALES, 15.

SAPINDALES, 15.

Saponaire, 147, 153.

Saponaria officinalis, 131, 132, 139,
141, 144.

SAURURACEES, 151.

Savia, 140, 143.

Scabiosa, 137.

Scabiosa canescens, 132.

Sebastiana Klotzschiana, 153, 158.

Sium, 136.

SPHENOPHYTES, 165.

Statice Limonium, 134.

STERCULIACEES, 15.

Streptocarpus, 141.

Tetrorchidium trigynum, 158.

Tilia silvestris, 132.

TILIACEES, 15.

TILIALES, 15.

Tithymalus Esula=*Euphorbia*

Esula, 18.

Tithymalus Lathyris=*Euphorbia*

Lathyris, 18.

Tordylium, 136.

TRICOCCEES, 15.

TRICOQUES, 15, 16.

Tropaeolum, 141.

TYPHACEES, 7.

Ulmus campestris, 132.

UNISEXUALES, 15.

Uromyces pisi, 13, 44, 68, 69, 130, 148.

Uromyces proeminens, 146.

Uromyces scutellatus, 146.

Viburnum Lantana, 132.

Vicia Faba, 134.

Vitis vinifera, 132.

Zebrina Pendula, 139, 141.

Zuckertia cordata, 152.

B I B L I O G R A P H I E

- 1.-ADANSON (M.).- *Familles naturelles des plantes* .Paris,1847,1,p.33.
- 2.-ASTIÉ (M.).- Tératologie spontanée et expérimentale . Exemples . Applications à l'étude de quelques problèmes de biologie végétale .
Thèse Doct.Sc.nat., Rennes, 1962, et Ann.Sc.nat., 1962, 12ème Série,
3, 619-844, fig..
- 3.-ASTIÉ (M.).-Reversions florales induites chez le *Cleome spinosa* L. sous l'influence d'une photopériode anormale . *Mém.Soc.bot.Fr., 1971,*
(à l'impression), 29pp., fig..
- 4.-ASTIÉ (M.).-Production expérimentale de fleurs anormales chez le *Cleome spinosa* L. . *Bull.Soc.Et.sc.Anjou, 1971, (à l'impression),* 10pp. dactyl., fig..
- 5.-ASTIÉ (M.), COQUEN (C.), DEBRAUX (G.) et LECOCQ (M.).-Morphoses tératologiques et virescences florales induites expérimentalement chez quelques Angiospermes . *Mém.Soc.bot.Fr., 1967, 98-108, fig..*
- 6.-ASTIÉ (M.) et DEBRAUX (G.).-Homologies entre pièces végétatives et reproductrices révélées chez le *Primula obconica* Hance sous l'influence de la lumière . *Bull.Soc.Et.sc.Anjou, 1971, (à l'impression),* 5 pp. dactyl., fig..
- 7.-ASTIÉ (M.), DEBRAUX (G.), LECOCQ (M.) et SIMON (L.).- Virescences florales induites expérimentalement chez diverses Dicotylédones par des perturbations de la photopériode . *C.R.Soc.sav., 92ème Congrès national , 1967, 3, 211-227, fig..*
- 8.-ASTIÉ (M.) et LE BEC (M-Th.).- Quelques types d'inflorescence produits expérimentalement chez le *Saponaria officinalis* L. et l'*Euphorbia Peplus* L.. *Bull.Soc.bot.Fr., 1959, 106, 1-7, fig..*
- 9.-AYMARD (M.).-Tératogenèse expérimentale chez *Anagallis arvensis* L. sous l'influence de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique . *Dipl.Et.sup., Poitiers, 1956.*

- 10.-BAILLON (H.).-Etude générale du groupe des Euphorbiacées. *Thèse Doct.Sc.*, Paris, 1858, 684pp., 27pl..
- 11.-BAILLON (H.).-Nouvelles observations sur les Euphorbiacées . *Adansonia*, 1873, 11, 72-138, pl..
- 12.-BENTHAM (G.) et HOOKER (J.D.).-*Genera Plantarum*. London, 1864-1883, 3 vol.. Euphorbiacées, 3, 239-340.
- 13.-BERNHARD (F.).-Les glandes pétiolaires de certaines Euphorbiacées dérivent de méristèmes identiques à ceux des lobes foliaires. *C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1964, 258, 6213-6215, fig..
- 14.-BERNHARD (F.).-Contribution à l'étude des glandes foliaires chez les Crotonoïdées (Euphorbiacées). *Mél.bot., Mém.IFAN*, 1966, 75, 67-156, 18 pl..
- 15.-BESSEY (C.E.).-The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann.Mo.Bot.Gard.* 1915, vol.2, 1, 109-164.
- 16.-BLARINGHEM (L.).-Etudes sur le polymorphisme floral . Variations de sexualité en rapport avec la multiplication des carpelles chez le *Mercurialis annua* L.. *Bull.Soc.bot.Fr.*, 1922, 69, 84-89.
- 17.-BODMANN (H.).- Zur Morphologie der Blütenstände von *Euphorbia* . *Osterr.Bot.Zeitschr.* 1937, 86, 241-279, fig..
- 18.-BONNET (C.).-*Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes*. Göttingue et Leide, 1754.
- 19.-BOUREAU (E.).-*Traité de Paléobotanique* . Masson et Cie, Paris, 1964, vol.3, p.459.
- 20.-BRAVAIS (L.) et BRAVAIS (A.).-Essai sur la disposition symétrique de l'inflorescence . *Ann.Sc.nat.*, 1837, 7, 193-221, 291-348, pl.; 8, 11-42, pl..
- 21.-BRONGNIART (A.).-Examen de quelques cas de monstruosités végétales propres à éclairer la structure des ovules et l'origine du pistil. *Ann.Sc.nat.Bot.*, 1844, 2, 20-32, fig..
- 22.-BROWN (R.).-Some observations on the natural family of plants called *Compositae* . *Trans.Linn.Soc.*, London, 1817, 12, 76-142.
- 23.-CARDINAUD (L.).-Variations morphologiques induites par l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique au cours des premiers stades de la germination chez quelques Dicotylédones . *Dipl.Et.sup.*, Nantes, 1965, 106pp. dactyl., fig..

- 24.-CELAKOWSKY (L.J.).-Noch Ein Versuch zur Deutung der Euphorbien Blüten.
Flora, 1872, 55, 153-158.
- 25.-CHOUARD (P.).-Morphogenèse , tératogenèse et évolution .La leçon de
quelques exemples . *Coll.intern.C.N. R.S.*, (Evolution et phylogénie
chez les végétaux), Ed.C.N.R.S., Paris, 1952, 243-270, fig..
- 26.-CLOS (D.).-Fascicule d'observations de tératologie végétale.*Mém.Acad.*
imp.Sc. Toulouse, 1859, 3, 99-113.
- 27.-CLOS (D.).-Deuxième fascicule d'observations tératologiques .*Mém.Acad.*
imp.Sc. Toulouse, 1862, 6, 51-70.
- 28.-CLOS (D.).-Troisième fascicule d'observations tératologiques .*Mém.Acad.*
imp.Sc. Toulouse, 1867, 6, 23 pp..
- 29.-CLOS (D.).-Essai de tératologie taxinomique ou des anomalies végétales
considérées dans leurs rapports avec les divers degrés de la clas-
sification .*Mém.Acad.Sc. Toulouse*, 1871, 3, 55-136.
- 30.-CLOS (D.).-Anomalies végétales.*Rev.Sc.nat.*, 1877.
- 31.-COQUEN (C.).-Quelques exemples de morphoses anormales obtenues expéri-
mentalement chez *Euphorbia marginata* Pursh .Observations prélimi-
naires .*Bull.Soc.bot.Fr.*, 1963, 110, 31-35, fig..
- 32.-COQUEN (C.).-Valeur morphologique des glandes dans le cyathium de l'*Eu-*
phorbia marginata Pursh.*C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1964, 258, 1311-1313, fig..
- 33.-COQUEN (C.).-Variations morphologiques induites expérimentalement dans
les appareils végétatif et reproducteur de l'*Euphorbia marginata*
Pursh . Recherches préliminaires. *Dipl.Et.sup.*, Nantes, 1964, 64 pp.
dactyl., fig..
- 34.-COQUEN (C.).-Morphoses foliaires induites expérimentalement chez l'*Eu-*
phorbia marginata Pursh et chez l'*Euphorbia Lathyris* L..*Bull.Soc.*
bot.Fr., 1969, 116, 483-494, fig..
- 35.-COQUEN (C.) et ASTIÉ (M.).-Quelques cas de virescence du cyathe chez l'
Euphorbia Esula L. parasitée par la forme écidienne de l'*Uromyces*
pisi (Persoon) Winter . *Mém.Soc.bot.Fr.*, 1968, 115, 92-100, fig..
- 36.-CROIZAT (L.).-On the classification of *Euphorbia*. I. How important is
the cyathium ? *Bull.Torrey Bot.Club*, 1936, 63, 525-531. II. How should
the cyathium be interpreted? *Bull.Torrey Bot.Club*, 1937, 64, 523-536.

- 37.-CROIZAT (L.).-Glands of the Euphorbiaceae and of *Euphorbia*. *Chron. Bot. of Leiden*, 1938, 4, 512-514.
- 38.-CUSSET (G.).-Les nectaires extra-floraux et la valeur de la feuille des Passifloracées . *Rev.gén.Bot.*, 1965, 72, 145-216, 18pl..
- 39.-CUSSET (G.).-Remarques sur des feuilles de Dicotylédones. *Thèse Doct. Sc.nat.*, Paris, 1969 et *Boissiera, Mém.Conservatoire et Jard.bot.de Genève*, 1969, 16, 1-210, fig..
- 40.-DARBOUX (J.) et HOUARD (C.).-*Catalogue systématique des Zoocécidies de l'Europe et du Bassin méditerranéen*. Paris, 1901, 544pp., fig..
- 41.-DEBRAUX (G.).-*Titres et travaux scientifiques* .Fac.Sc., Nantes, 1962.
- 42.-DEBRAUX (G.) et ASTIÉ (M.).-Virescence expérimentale du cyathium chez *Euphorbia Cyparissias* L.. Observations préliminaires. *Bull.Soc.bot. Fr.*, 1958, 105, 121-125, fig..
- 43.-DEBRAUX (G.) et ASTIÉ (M.).-Induction expérimentale de caractères phénocopiques étrangers à *Euphorbia marginata* Pursh sous l'influence de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique . *C.R.Ac.Sc.*, Paris, 1963, 256, 2672-2675, fig..
- 44.-DEBRAUX (G.) et ASTIÉ (M.).-Pléiocarpie spontanée et expérimentale. *Bull. Soc.bot.Fr.*, 1963, 110, 22-26, fig..
- 45.-DEBRAUX (G.) , ASTIÉ (M.) et LECOCQ (M.).-Variations morphologiques des pièces foliaires induites expérimentalement chez diverses Angiospermes sous l'influence de la lumière . *92ème Congrès national Soc. sav.*, Strasbourg, 1967.
- 46.-DE CANDOLLE (A.P.).-*Théorie élémentaire de la Botanique*. Paris, 1813.
- 47.-DE CANDOLLE (A.P.).-*Organographie végétale ou description raisonnée des organes des plantes* . Paris, 1827, 2vol..
- 48.-DURAND (B.).-Le complexe "*Mercurialis annua* L.S.L.": une étude biosystématique . *Thèse Doct.Sc.nat.*, Montpellier, 1963, et *Ann.Sc.nat.*, 1963, 12ème Série, 4, 579-736, fig..
- 49.-EICHLER (A.W.).-*Blüthendiagramme* . Leipzig, 1875, vol.2.
- 50.-EMBERGER (L.).-L'origine de la fleur . *Experientia*, 1951, 7, 161-168.
- 51.-EMBERGER (L.).-Tige, racine, feuille. *Coll.intern.C.N.R.S.*, (Evolution et phylogénie chez les végétaux), Ed.C.N.R.S., Paris, 1952, 109-127, fig..

- 52.-EMBERGER (L.).-*Traité de Botanique systématique. Les végétaux vasculaires*. Paris, Masson et Cie édit., 1960, vol. 2, fasc. 1 et 2.
- 53.-EMBERGER (L.).-*Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants*. Paris, Masson et Cie édit., 1968.
- 54.-ENGELMANN (G.).-*De Antholysi prodromus*. Francfort, 1832.
- 55.-ENGLER (A.) et PRANTL (K.).-*Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig, 1890, 3.
- 56.-ERNST (A.).-Ein weiterer Beirtrage zur Bildung der *Euphorbia*-Blüte. *Flora*, 1872, 55, p. 209.
- 57.-ESAU (K.).-*Plant Anatomy*. New-York, Wiley and Sons édit., 1965.
- 58.-FERMOND (C.).-*Essai de phytomorphie*. Paris, 1864, 2.
- 59.-GARNIER (G.), BEZANGER-BEAUQUESNE (L.) et DEBRAUX (G.).-*Ressources médicales de la Flore française*. Paris, Vigot édit., 1961, 2 vol..
- 60.-GAUCHER (L.).-Etude anatomique du genre *Euphorbia*. *Thèse Pharm.*, Montpellier, 1898, 128pp., fig..
- 61.-GAUCHER (L.).-Recherches anatomiques sur les Euphorbiacées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1902, 8ème Série, 15, 161-309, fig..
- 62.-GAUSSEN (H.).-L'évolution pseudocyclique. *Coll. intern. C.N.R.S.*, (Evolution et phylogénie chez les végétaux), Ed. C.N.R.S., Paris, 1952, 207-220, fig..
- 63.-GLUCK (H.).-*Blatt- und blütenmorphologische Studien*. Iena, 1919.
- 64.-GODRON (A.).-Nouveaux mélanges de Tératologie végétale. *Mém. Soc. Sc. nat. Cherbourg*, 1874, 18, 35pp..
- 65.-GODRON (A.).-Etude sur les proliférations. *Mém. Acad. Stanislas*, Nancy, 1877, 4ème Série, 10, 274-342.
- 66.-GOEBEL (K.).-*Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane*. Breslau, 1884.
- 67.-GOEBEL (K.).-Zur Entwicklungschichte der unterständigen Fruchtknoten. *Bot. Zeit.* 1886, 44, 729-738, 1pl..
- 68.-GOEBEL (K.).-*Organographie der Pflanzen*. Iena, Fischer édit., 1928-1933, 3 vol..
- 69.-GOETHE (J.W.).-*Versucht die Metamorphosen der Pflanzen zu erklären*. Gotha, 1790, 1-86.

- 70.-GROSSIN (F.).-Tératogenèse spontanée et expérimentale .*Dipl.Et.sup.*, Poitiers, 1954, 74pp.dactyl., fig..
- 71.-GUILLEMIN (J.B.).-Notice sur une monstruosité de la fleur d'*Euphorbia Esula*. *Bull.gén.univ., Annonces et Nouv.sc.*, Paris, 1823, 2, p.481.
- 72.-HABER (J.M.).-The anatomy and the morphology of the flower of *Euphorbia*. *Ann.of Bot.*, 1925, 39, 657-707, fig..
- 73.-HALLIER (H.).-L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique .*Arch.Neerl.*, 1912, 3, 146-234.
- 74.-HERPIN (M.).-Modifications morphologiques induites expérimentalement chez *Reseda odorata* L. sous l'influence de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique .*Dipl.Et.sup.*, Rennes, 1958, 74 pp.dactyl., fig..
- 75.-HIERONYMUS (G.).-Einige Bemerkungen über die Blüthe von *Euphorbia* und zur Deutung sogenannter axiler Antheren .*Bot.Zeit.*, 1872, 30, 169-176, 185-188, 201-214.
- 76.-HOUDARD (C.).-Sur l'anatomie de la galle de l'involucre des Euphorbes. *Rev.gén.Bot.*, 1906, 18, 67-81.
- 77.-HOUDARD (C.).-Anatomie de la "galle en capsule" de l'*Euphorbia Cyparissias* L..*Rev.gén.Bot.*, 1906, 18, 241-251.
- 78.-HOUDARD (C.).-Les Zoocécidies des Plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée. Paris, Hermann édit., 1908-1913, 3vol..
- 79.-HUTCHINSON (J.).-The families of flowering plants. London, 1926, 1: Dicotyledons.
- 80.-JUSSIEU (A. de).-Considérations sur la famille des Euphorbiacées. *Mém. Mus.Hist.nat.*, Paris, 1824, 10, 317-355.
- 81.-LAMARCK (N.).-Encyclopédie méthodique. 1786, 2, 412-439, cité par J.HABER (72).
- 82.-LE BEC (M-Th.).-Modifications de l'appareil végétatif induites expérimentalement chez l'*Euphorbia Peplus* L. sous l'influence de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique. Etude morphologique. *Dipl.Et.sup.*, Rennes, 1959, 90pp.dactyl., fig..
- 83.-LECOCQ (M.).-Production expérimentale de caractères étrangers à *Digitalis purpurea* L.. *Mém.Soc.bot.Fr.*, 1963, 110, 27-30, fig..

- 84.-LECOQ (M.).-Morphologie comparée de quelques anomalies foliaires , spontanées chez le *Bergenia cordifolia* Sternb., induites expérimentalement chez le *Begonia tuberhybrida* Voss.. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1967, 114, 397-417, fig..
- 85.-LINNE (C.).-*Philosophia botanica*. Stockholm, 1751.
- 86.-LINNE (C.).-*Species Plantarum*. 1753, 2, 2ème partie, 881-926, cité par J. HABER (72).
- 87.-LINNE (C.).-*Systema Naturae*. 1758, 2, cité par J. HABER (72).
- 88.-LOISEAU (J.E.).-*La phyllotaxie*. Paris, Masson et Cie édit., 1969.
- 89.-MAGNIN (A.).-Sur la castration androgène du *Muscari comosum* Mill. par l'*Ustilago Vaillantii* Tul., et quelques phénomènes remarquables accompagnant la castration parasitaire des Euphorbes. *C.R. Ac. Sc.*, 1890, 110, 1149-1152.
- 90.-MAGNIN (A.).-Observations sur le parasitisme et la castration chez les Anémones et les Euphorbes. *Bull. sc. de la France et de la Belgique*, 1891, 23, 4ème Série, 2ème vol., 412-436.
- 91.-MANSFELD (R.).-Beitrag zur Morphologie des *Euphorbia*-Cyathiums. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 1929, 46, 674-677, fig..
- 92.-MARESQUELLE (H.J.).-Etude sur le parasitisme des Urédinées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1930, 10ème Série, 12, 1-123, fig..
- 93.-MARESQUELLE (H.J.).-Sur la filiation des inflorescences : fleurs de renfort et inflorescences de renfort. *Mém. Soc. bot. Fr.*, 1964, 93-95, fig..
- 94.-MASSOLONGO (C.).-Deformazioni diverse dei germogli di *Euphorbia Cyparissias* L., infetti dall'*Aecidium Euphorbiae* auct. ex. P.. *Bull. Soc. bot. Ital.*, 1905, 158-161.
- 95.-MASTERS (M.T.).-*Vegetable Teratology*. London , 1869.
- 96.-MICHAELIS (P.).-Blüten morphologische Untersuchungen an den Euphorbiaceen . *Botan. Abh. Jena*, 3, 1-150, 4 pl..
- 97.-MOLLIARD (M.).-Recherches sur les cécidies florales . *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1895, 8ème Série, 1, 67-245.
- 98.-MOLLIARD (M.).-De l'hermaphroditisme chez la Mercuriale et le Chanvre. *Rev. gén. Bot.*, Paris, 1898, 10, 321-334, fig..
- 99.-MOLLIARD (M.).-Virescence et prolifération produites par des parasites agissant à distance. *C.R. Ac. Sc.*, 1904, 139, 930-933.

- 100.-MONTANT (C.).-Modifications de la phyllotaxie observées sur quelques Euphorbiacées parasitées. *C.R.Soc.Biol.*, 1957, 151, 1431-1434.
- 101.-MOQUIN-TANDON (A.).-*Eléments de Tératologie végétale*. Paris, 1841.
- 102.-MULLER (J.).-Notice sur la nature des anthères d'après une monstruosité du *Jatropha Pohlana* (*Adenoropium luxurians* Pohl.). *Mém.Soc.Phys. Hist.nat.Genève*, 1864, 17, 449-543, 1 pl..
- 103.-MULLER (J.).-Bestätigung der R.BROWN'schen Ansicht über das Cyathium der Euphorbien. *Flora*, 1872, 30, 65-71.
- 104.-NOZERAN (R.).-Sur quelques fleurs mâles d'Euphorbiacées. *Rec.Trav.Lab. Bot.Fac.Sc.*, Montpellier, 1953, 6, 99-114, fig..
- 105.-NOZERAN (R.).-Contribution à l'étude de quelques structures florales (Essai de morphologie florale comparée). *Thèse Doct.Sc.nat.*, Montpellier, 1955 et *Ann.Sc.nat.*, 16, 2-224, fig..
- 106.-PAX (F.).-Die Anatomie der Euphorbiaceen in ihrer Beziehung zum System derselben. *Bot.Jahrb.*, 1884, 5, 384-421, fig..
- 107.-PAX (F.) et HOFFMANN (K.).-Euphorbiaceae. *Die Natürl.Pflanzenfamilien*. Engler und Prantl, Leipzig, 1931, 19, 11-233, fig..
- 108.-PAYER (J.B.).-*Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Paris, 1857.
- 109.-PENZIG (O.).-*Pflanzen Teratologie*. Berlin, 1921-1922.
- 110.-PLANTEFOL (L.).-*La théorie des hélices foliaires multiples*. Paris, Masson et Cie, 1948, 154 pp., fig..
- 111.-RENDLE (A.B.).-*The classification of flowering plants*. Cambridge, 1963, 3 vol..
- 112.-RICKETT (H.W.).-The classification of inflorescences. *Bot.rev.*, 1944, 10, 187-231, fig..
- 113.-ROEPER (J.).-*Enumeratio Euphorbiarum quae in Germania et Pannonia gignuntur*. Göttingen, 1824.
- 114.-SAUNDERS (E.R.).-On carpel polymorphism. II. *Ann.Bot.*, 1927, 41, 569-627.
- 115.-SCHMIDT (H.).-Ueber die Entwicklung der Blüten und Blütenstände von *Euphorbia* und *Diplocyathium*. *Beih.Bot.Centralb.*, 1907, 22, 21-69.
- 116.-SCHMITZ (F.).-Zur Deutung der *Euphorbia* Blüthe. *Flora*, 1871, 29, 417-422, 433-443.
- 117.-SCHNELL (R.) et CUSSET (G.).-Glandularisation et foliarisation. *Bull. Jard.bot.*, Bruxelles, 1963, 33, 525-530, fig..

- 118.-SCHNELL (R.), CUSSET (G.) et QUENUM (M.).-Contribution à l'étude de glandes extraflorales chez quelques groupes de plantes tropicales. *Rev.gén.Bot.*, 1963, 70, 269-342, fig..
- 119.-SCHNELL (R.) et DAUPHIN (R.).-Développement d'une vrille non fonctionnelle chez *Vicia Faba* sous l'action de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique. *Journ.Agric.trop.et Bot.appl.* 1962, 9, 423-430, fig..
- 120.-SCHOUTE (J.C.).-On the aestivation in the cyathium of *Euphorbia fulgens* with some remarks on the morphological interpretation of the cyathium in general. *Rec.Trav.Bot.Neerl.*, 1937, 34, 168-181, fig..
- 121.-SCHOUTE (J.C.).-The Cyathium Glands of *Euphorbia*. *Chron.Bot.*, 1938, 4, 30-32, fig..
- 122.-SELL (Y.).-Les complexes inflorescentiels de quelques Acanthacées. Etude particulière des phénomènes de condensation, de racémisation, d'homogénéisation et de troncature. *Thèse Doct.Sc.nat.*, Strasbourg, 1969 et *Ann.Sc.nat.Bot.*, 1969, 12ème Série, 10, 225-300, fig..
- 123.-TOURNEFORT (J.).-*Institutiones Rei Herbariae*. Paris, 1700, 1, 85-88.
- 124.-TROLL (W.).-*Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte*. Berlin, Springer, 1928.
- 124bis.-TROLL (W.).-*Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. Stuttgart, 1964.
- 125.-TROLL (W.).-Die morphologische Natur der Karpelle. *Chronica Botanica*, 1939, 5, 38-41.
- 126.-VAN TIEGHEM (P.).-Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. *Mém.Ac.Sc.Paris*, 1875, 21, 1-26, fig..
- 127.-VAN TIEGHEM (P.).-*Traité de Botanique*. Paris, 1884, 2ème édition, 2 vol..
- 128.-VEH (R.von).-Beitrag zur Kenntnis der *Anisophyllum* Euphorbiaceen und einige vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Drüsen des Cyathiums. *Ann.Jard.bot.Buitenz.*, 1928, 38, 131.
- 129.-VELENOVSKY (J.).-*Vergleichende Morphologie der Pflanzen*. Prague, 1905-1913, 3 vol..
- 130.-VIENNOT-BOURGIN (G.).-*Les Champignons parasites des plantes cultivées*. Paris, Masson et Cie édit., 1949, 2 vol..
- 131.-VIENNOT-BOURGIN (G.).-Mildious, Oïdiums, Caries, Charbons, Rouilles des plantes de France. *Encyclopédie mycologique*, Paris, 1956, 26, 27.

